El suelo como "ente vivo" y su relación con las enfermedades de las plantas



Julio C. Tello Marquina
Universidad de Almería
Dpto. Producción Vegetal

VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Índice

1.- Introducción..1
1.1.- Aspectos sobre la ecología de la microbiota fúngica del suelo...............................3
1.2.- Algunos ejemplos sobre la influencia de las labores agrícolas en los microorganismos del suelo..9
1.2.1.- Abonado del suelo..9
1.2.2.- Desinfección del suelo...10
1.2.3.- El regadío y el secano: La modificación de una práctica cultural y su influencia sobre la expresión de algunas enfermedades..11
2.- Suelos supresivos a las micosis vasculares..13
2.1.- Naturaleza microbiana..16
2.2.- Trasmisibilidad...16
2.3.- Especificidad..16
3.- La fatiga del suelo o el fenómeno de las tierras cansadas.......................................23
3.1.- El concepto de fatiga del suelo. Su delimitación experimental............................23
3.2- Casos de fatiga del suelo en agricultura y su etiología..26
3.3.- Tipos de fatiga del suelo...29
3.3.1.- Fatiga física debida a una defectuosa estructura del suelo. 29
3.3.2.- Fatiga química debida a la acción de una fitotoxina..30
3.3.3.- Fatiga biológica debida al "parasitismo de debilidad"...33
4 BIBLIOGRAFIA...36

1.- Introducción

Es común abordar la biología del suelo separando los microorganismos de otros habitantes como artrópodos, lombrices, y un largo etcétera. La separación no tiene una justificación funcional y, posiblemente, esta orientación esté fundamentada en la especialización de los autores. Especialización necesaria pero insuficiente para dar respuesta a la complejidad del medio edáfico en general y biológica en particular. Complejidad que se pone de manifiesto, entre otras causas, por la imperfección de los métodos y técnicas analíticas actuales, fruto de más de 100 años de investigación y experimentación.

La microbiota presente en un suelo ha sido inventariada, entre otros, por BURGES (1960), POCHON y DE BARJAC (1985), DOMMERGUES y MANGENOT (1970), GARRET (1970), LOCKWOOD (1977, 1988), que conformaron un conjunto de conocimientos que mantienen una actualidad insoslayable.

La fracción microbiológica para los especialistas del suelo está conformada por: hongos, bacterias, actinomicetos, algas, protozoos y nematodos, fundamentalmente, aunque la lista podría alargarse para las levaduras o para los virus.

BURGES (1960) refería que en el año 1954, GILMAN inventarió las especies de hongos aisladas del suelo, cifrándolas en un total de 617, de las cuales más del 50% estaban encuadradas en los siguientes géneros (ordenados según su contenido de mayor a menor número de especies): *Penicillium, Fusarium, Mucor, Aspergillus, Achlya, Mortierella, Pythium, Saprolegnia, Monosporium* y *Chaetomiun*. Si se tiene en cuenta que se han descrito más de 200 000 especies de hongos y que unas 8000 son patógenas de las plantas, el cómputo de GILMAN es relativamente pequeño. Máxime cuando se tiene presente que la mayoría de los hongos son saprofitos, cumpliendo con su papel de descomponedores de materia orgánica muerta, limpiando la superficie terrestre y conformándose como proveedores de alimento para otros seres vivos.

Las bacterias inventariadas en el suelo por BERGEY en 1950 (citado por BURGES 1960) no sobrepasaron los 51 géneros diferentes. Su papel puede equipararse al de los hongos, aunque aspectos de su relación con los elementos minerales del suelo y con las raíces de las plantas serán comentados más adelante.

Los actinomicetos están conformados por pocos géneros, aunque 50 especies del género *Streptomyces* proceden del suelo. Pese a ser habitantes típicos del suelo, se utilizan en farmacia para producir antibióticos como la estreptomicina y no se les conocen habilidades parasitarias sobre plantas o animales. Están claramente vinculados a la descomposición de la materia orgánica muerta y son los responsables del olor de la tierra recién arada.

Las algas, de las que se han descrito unos 52 géneros en el suelo, no son tan abundantes como los hongos y las bacterias. Suelen formar "mantos" en la superficie de los suelos muy húmedos y su funcionalidad es bastante desconocida.

Los protozoos componen un número pequeño en comparación con los otros habitantes del suelo. Entre ellos, las amebas tecadas están estrechamente relacionadas con los suelos turbosos y ácidos. En general, se alimentan de otros microorganismos y de materia orgánica en descomposición.

Los nematodos constituyen un conjunto de más de 10 000 especies, de las cuales más de la mitad son de vida libre y el resto son parásitos de animales y plantas. Estos microscópicos animales tienen hábitat acuático y se pueden alimentar de algas, hongos, bacterias y artrópodos.

Esta brevísima enumeración de algunos aspectos de la microbiota es un claro indicativo de la vida que hay en el suelo. Sin esta vida, es decir en un suelo completamente estéril, la vida vegetal que conocemos no podría desarrollarse.

Dada la especialización de los autores de este trabajo, su contenido estará enfocado hacia la que denominaremos de manera genérica, como fracción fúngica de la microbiota. Y es de manera genérica, puesto que algunos microorganismos considerados como hongos hasta no hace mucho tiempo, han sido incluidos en un nuevo reino, el Chromista, donde se han trasladado géneros como *Pythium* y *Phytophthora*, reputados patógenos de los cultivos y de las masas forestales.

Valorar las poblaciones microbianas en un suelo es un problema de magnitud enorme. Las técnicas analíticas disponibles son imperfectas y como consecuencia inexactas. Conocer como se multiplican los microorganismos es difícil y su interpretación no pasa de ser mera especulación. Una especie de hongos o de bacterias puede encontrarse en el suelo en proporciones que oscilan entre 10 y 10^9 unidades formadoras de colonias (UFC) por gramo de suelo. Sí se puede afirmar que en los suelos fértiles son muy abundantes, y los datos proporcionados por BURGUES (1960), que se resumen en la tabla 1, dan una idea de la cantidad de diversidad.

Tabla 1: Microbiota habitante de un suelo fértil. Se expresa en UFC·g^{-1} de suelo (BURGES, 1960)

Microorganismo	Densidad estimada
Bacterias	$25 \cdot 10^8$
Actinomicetos	$7 \cdot 10^5$
Hongos	$4 \cdot 10^5$
Algas	$5 \cdot 10^4$
Protozoos	$3 \cdot 10^4$

Los inventarios no dan las claves sobre la funcionalidad de los microorganismos en el suelo. Funcionalidad que tiene una gran trascendencia en aspectos como la fertilidad y su permanencia, sobre el control de enfermedades de origen edáfico, o como fuente de microorganismos para utilizarlos en el manejo de plagas y enfermedades de las plantas. ¿Por qué estas propiedades que los caracterizan fuera del suelo no han podido ser magnificadas en éste?.

En esta introducción se comentará el concepto de **equilibrio dinámico** de la fracción viva del suelo, abordando la cuestión desde dos ángulos complementarios por necesidad: aspectos ecológicos de la microbiota fúngica del suelo y la influencia de algunas prácticas agrícolas en el equilibrio microbiano edáfico.

1.1.- Aspectos sobre la ecología de la microbiota fúngica del suelo

Una de las primeras cuestiones que se plantearon los especialistas fue conocer cuales eran los verdaderos habitantes del suelo. Varias propuestas de clasificación fueron realizadas, quizás la más clara fue la sugerencia de WAKSMAN en 1954 (RODRÍGUEZ MOLINA, 1996) quien designaba como **habitantes del suelo** los que tienen vida propia en el medio edáfico y una distribución geográfica muy amplia. En contraposición, los **invasores del suelo** son residentes pasajeros, de limitada actividad y distribución local. Numerosos especialistas estuvieron en desacuerdo. Entre ellos GARRET (1956, 1970) que, sin embargo, puso especial énfasis en la vida saprofítica de los hongos telúricos, considerando que los verdaderos habitantes del suelo son aquellos que pueden conservarse indefinidamente en el medio edáfico como saprofitos. El saprofitismo no puede desligarse de las fuentes nutritivas. En consecuencia, se produce una **competición** por los alimentos. Estas orientaciones se plasmaron en una organización de los hongos telúricos en función de su capacidad para competir por las fuentes nutritivas. A tal efecto consúltese la tabla 2.

Tabla 2: Caracterización de los hongos por su capacidad saprofitaria para competir por los sustratos (GARRET, 1970)

	Germinación y crecimiento rápidos	Enzimas para la degradación de celulosa y/o lignina	Producción de antibióticos y sustancias fungistáticas	Tolerancia a antibióticos y sustancias fungistáticas
Hongos saprofitos primarios del azúcar. Colonizadores pioneros de sustrato fresco de plantas	+	-	-	-
Hongos saprofitos secundarios del azúcar. Asociados con los descomponedores de celulosa y lignina	-	-	+	+
Hongos de la superficie de la raíz y de la rizosfera	-	-	+	+
Hongos descomponedores de celulosa y lignina	-	+	+	+

GARRET (1970) establece dos grandes grupos de hongos. Uno formado por los consumidores de azúcares, tal es el caso de *Pythium*. Otro, el que agrupa a los descomponedores de celulosa y lignina, caso de *Chaetomium thermophile* que abre la puerta a otros como *Humicola* que se multiplican sobre los productos resultantes de la descomposición de la celulosa de la que se alimenta el primero. Esta aproximación a la funcionalidad queda completada cuando se indica que en esa competición por el alimento utilizan antibióticos y/o sustancias fungistáticas.

Fue LOCKWOOD (1977, 1978) quien propuso mediante la **fungistasis** una explicación mucho más amplia a la supervivencia de los microorganismos en el suelo.

Un hecho bien simple y comprobado es, que la inoculación de un suelo estéril o desinfectado con un microorganismo cualquiera, no presenta, en general, ninguna dificultad particular – bien entendido, a condición de disponer de un sustrato conveniente y no ser molestado por factores ecológicos hostiles – para su establecimiento. Por el contrario, la inoculación del mismo suelo sin esterilizar está, frecuentemente, abocada al fracaso. El proceso explicativo de esta constatación ha sido denominado **fungistasis** o **hipobiosis** (LOCKWOOD, 1964, 1977, 1979, 1981, 1988). GARRET (1970) escribió – para explicar el significado de la fun-

gistasis en el suelo – que tenía el valor de permitir la supervivencia de los microorganismos. Es decir, evita el desgaste que ocurriría si la germinación tuviera lugar en ausencia de sustrato explotable.

Las observaciones fundamentales que delimitan la fungistasis, como fenómeno de la inhibición de la germinación de las esporas son:

➢Casi todos los suelos naturales son fungistáticos, con excepción de los suelos profundos en los que las poblaciones microbianas son pequeñas. Veánse, para ilustrar el aserto, las tablas 3, 4, 5, correspondientes a arenas de playa, suelo forestal y suelo agrícola a diferentes profundidades, tomadas en diferentes lugares de España. En ellos puede comprobarse la abundante presencia de microorganismos vivos pertenecientes a una pequeña fracción de los hongos filamentosos allí encontrados.

➢La manifestación de la fungistasis requiere, normalmente, la presencia de microbios vivos. La total o parcial esterilización de un suelo anula el efecto. Aunque también es cierto que, algunos suelos son conocidos por su fungistasis persistente después de esterilizados.

➢La fungistasis puede ser restaurada en suelos estériles inoculados con microorganismos más o menos específicos, incluyendo aquellos incapaces de producir antibióticos.

➢Los propágulos de la mayoría de las especies fúngicas son sensibles a la fungistasis en suelos naturales.

➢La fungistasis es, frecuentemente, anulada por la adicción de energía al suelo.

Tabla 3: Flora fusárica de tierras incultas colindantes con suelos cultivados (se expresa en propágulos·g-1 suelo seco) (TELLO y LACASA, 1990)

Código de muestra	*F. oxysporum*	*F. solani*	*F. roseum* (*)
TV1	887 ± 40	80 ± 17	1229 ± 69
TV2	412 ± 30	41 ± 5	319 ± 18
TV3	138 ± 29	96 ± 18	-
TV4	1648 ± 73	78 ± 19	1205 ± 19
TV5	70 ± 19	35 ± 6	98 ± 33
TV6	170 ± 19	35 ± 6	1039 ± 188
TV7	483 ± 59	61 ± 15	181 ± 73
TV8	2560 ± 89	81 ± 37	781 ± 81
TV9	101 ± 49	63 ± 18	31 ± 13

(*) sensu MESSIAEN y CASINI (1968)

Tabla 4: Flora fusárica en arenas de playas de Murcia (se expresa en propágulos·g-1 suelo seco) (TELLO y LACASA, 1990)

Código de muestra	*F. oxysporum*	*F. solani*	*F. roseum* (*)	*F. moniliforme*
MUP1s	182 ± 37	103 ± 10	1354 ± 143	-
MUP2i	-	-	-	-
MUP3d	26 ± 7	3 ± 3	498 ± 57	-
MUP4s	3 ± 3	-	3 ± 3	-
MUP5i	376 ± 79	12 ± 7	6335 ± 440	-
MUP6d	55 ± 15	48 ± 20	59 ± 14	-
MUP7s	92 ± 16	677 ± 29	147 ± 21	40 ± 16

(*) sensu MESSIAEN y CASINI (1968)

Tabla 5: Flora fusárica en suelos de un invernadero, recogido a diferentes profundidades (se expresa en propágulos·g-1 suelo seco) (TELLO y LACASA, 1990)

	Profundidad de la muestra (cm)		
	0-30	30-60	60-95
F. oxysporum	2218 ± 73	29 ± 20	-
F.solani	74 ± 14	2 ± 2	-
F. roseum (*)	127 ± 27	29 ± 19	30 ± 3

(*) sensu MESSIAEN y CASINI (1968)

La fungistasis es, por lo tanto, un fenómeno general que alcanza a todos los microorganismos que habitan en el suelo. Sin embargo, no se restringe sólo al suelo, también ocurre en las hojas de las plantas donde la inhibición tiene, al parecer un origen microbiológico causado por hongos y/o bacterias (BARNES, 1971; BLAKEMAN y FRASER, 1971; HEUVEL, 1974). La fungistasis en el suelo tiene, además, una componente mineral. Así, se expresa en suelos estériles – fungistasis residual – estando ligada a concentraciones inhibitorias de carbonato cálcico, hierro y aluminio.

La hipótesis para explicar la hipobiosis ha sido la deficiencia de nutrientes en el suelo. El hecho de que los suelos sean, crónicamente, deficientes en energía utilizable por las poblaciones microbianas, tendría como consecuencia la inactividad de la mayoría de la población (LOCKWOOD, 1981, 1988). También ha sido contemplada la posibilidad de la existencia de inhibidores en el suelo (amonio, etileno, alcohol etílico, etc) como responsables de la fungistasis. Sin embargo, el fenómeno parece mayormente inducido por la ausencia de nutrientes en cantidad suficiente para hacer posible la germinación de las esporas.

Este enfoque es primordial para entender un suelo cultivado o forestal, puesto que está generalmente admitido que la raíz de una planta constituye un **flujo energético** que se erige en el primer factor de regulación de las interacciones entre la planta y los microorganismos (FUNCK-JENSEN y HOCKENHULL, 1984). Podría equipararse al motor principal que pone en marcha todo el sistema antes de comenzar la infección (figura 1). El esquema no es mas

que una composición ideal. Composición, a buen seguro, modificada en un futuro cuando los conocimientos del suelo hayan avanzado. Sospecha que puede ser corroborada con el siguiente ejemplo experimental.

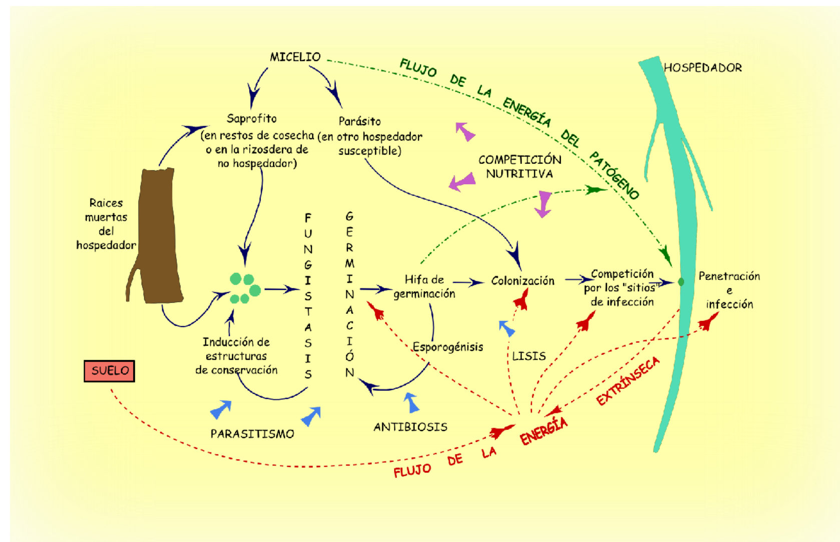


Figura 1: Esquema idealizado de la complejidad de los patosistemas telúricos

El estudio de la dinámica de propágulos (unidades formadoras de colonias en una acepción más reciente) fue idealizada por COOK y BAKER (1983), que diseñaron la curva teórica representada en la figura 2. Los trabajos de COUTEAUDIER (1989) sobre *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* (*Foln*, en forma abreviada), agente causal de la fusariosis vascular del lino (*Linum usitantissimum*), pusieron en evidencia cuán lejos están la aproximación experimental a la realidad y la especulación teórica. COUTEAUDIER (1989) trabajó con dos supuestos: suelo natural desinfectado y suelo natural sin desinfectar.

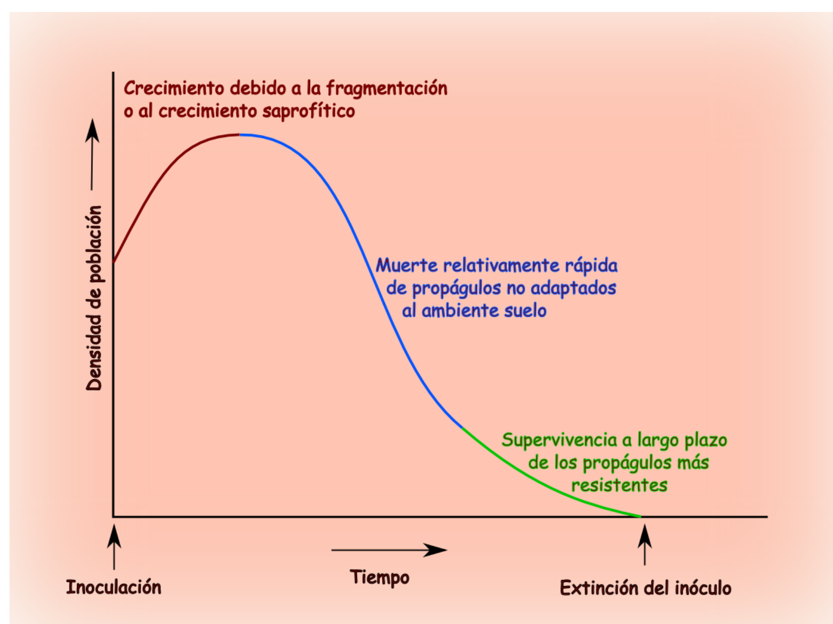


Figura 2: Curva teórica de supervivencia de propágulos fúngicos después de su introducción en el suelo (Cook y Baker, 1983)

En el caso del suelo desinfectado, cuando se introduce el inóculo de *Foln*, éste empieza a multiplicarse. Multiplicación que incluye una fase de crecimiento miceliar, seguida de la esporogénesis (formación de conidios) y producción de clamidosporas (formas de conservación). Esta secuencia ocurre durante los quince días siguientes a la inoculación. A partir de ese tiempo, y durante los tres meses de observación, la población se estabiliza. El fenómeno descrito se observa si las densidades del inóculo introducido no son elevadas (~ 10^3 UFC·g^{-1} de suelo). Pero cuando las concentraciones del *Foln* añadidas al suelo son elevadas (~ 10^7 UFC·g^{-1} de suelo), la población se mantiene al mismo nivel de la introducida (figura 3), es decir no hay fase de multiplicación. Una explicación posible sería: la desinfección del suelo libera recursos energéticos que permiten una multiplicación de la población introducida hasta que aquellos son agotados (STEINBERG, 1987; ACEA *et al.*, 1988), lo cual estaría parcialmente de acuerdo con la curva de COOK y BAKER (1983). Pero si la densidad de inóculo introducida supera la **capacidad biótica** (nutritiva) del medio, la población inoculada se mantiene al mismo nivel de su introducción. En esta situación, el sustrato energético sería suficiente para proveer a la población de la energía de mantenimiento, pero no lo sería para hacerla germinar y multiplicarse.

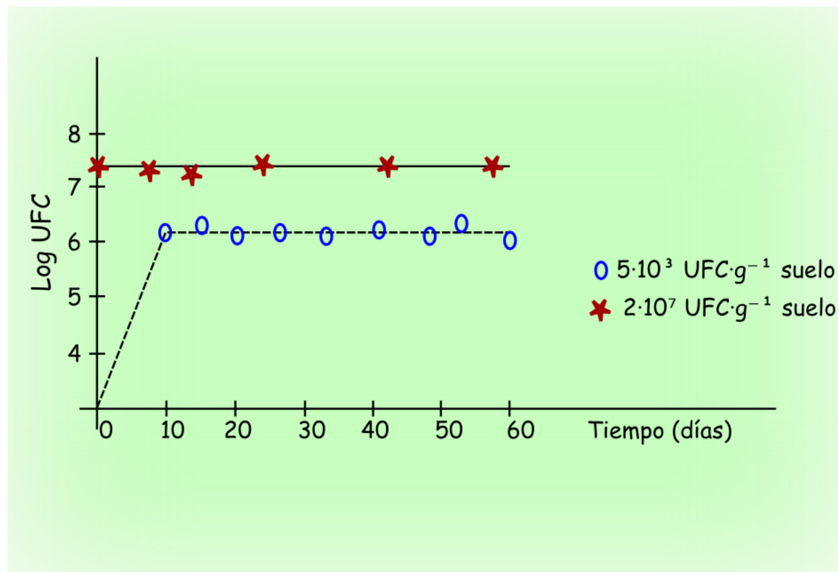


Figura 3: Dinámica de la población de *Fusarium oxysporum* en suelos desinfectados a diferentes concentraciones iniciales de inóculo (Couteaudier, 1989)

Un experimento complementario con el descrito, podría resumirse de la siguiente manera: si en un suelo desinfectado en el que se ha introducido, previamente, una población de *Fusarium*, dejando que alcance la estabilidad, se introduce una segunda, ésta última permanece con la misma densidad de propágulos con los que fue inoculada. Es en LOCKWOOD (1984) donde podría encontrarse una explicación satisfactoria: la hipobiosis se restaura en un suelo desinfectado al añadirle diferentes microorganismos, productores o no de antibióticos.

Cuando la misma experimentación se hace sobre un suelo natural, la respuesta es que la población de *Fusarium* introducida se establece a un nivel de equilibrio equivalente a la concentración de inóculo inicial (figura 4). Esta constatación no se ajusta a la noción de **umbral de supervivencia** de un microorganismo introducido artificialmente en el suelo, dada por CROZAT *et al.* (1987) y ACEA *et al.* (1988) y contradice la propuesta por COOK y BAKER (1983).

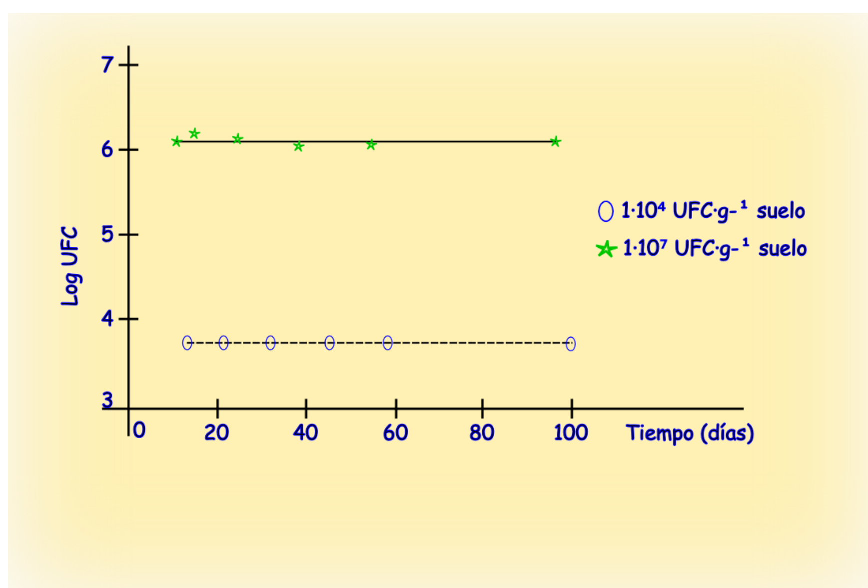


Figura 4: Dinámica de la población de *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* introducida en un suelo natural sin desinfectar (Couteaudier, 1989)

Las evidencias presentadas demuestran como un suelo sin vida tiene un comportamiento diferente a otro inoculado, donde se ha restablecido la fungistasis. En ambas situaciones, todo está en función de la energía disponible.

A partir de aquí es posible formarse una idea, sobre ese repetido hasta el límite, equilibrio dinámico de un suelo. El suelo como todos los sistemas biológicos, experimenta cambios continuos y, pese a ello, permanece relativamente estable. Parece una paradoja, pero eso es un **equilibrio dinámico**. Los cambios en una dirección determinada son compensados por variaciones que se producen en esa dirección pero con sentido contrario. Como en las relaciones hospedador-parásito, este comportamiento evoca una homeostasis genética. La existencia de cambios biológicos y bioquímicos en el suelo está suficientemente comprobada, pero su amplitud está por explorar. Un ejemplo puede ilustrar el aserto: las ramas y hojas caídas en un bosque de las latitudes frías proporcionan una cantidad de materia vegetal de 12 $t \cdot ha^{-1}$; en un bosque tropical húmedo la cifra es de 69 $t \cdot ha^{-1}$. No obstante, un año después la cantidad de mantillo difiere poco de la que presentaba antes de la caída de la materia vegetal.

En un suelo bien constituido, la población microbiana alcanza un equilibrio muy estable y pese a los cambios estacionales, la microbiota en su conjunto es muy poco sensible a dichas variaciones. Este hecho es especialmente patente cuando se intenta introducir especies ajenas a la comunidad telúrica. Habría, tal vez, que excluir a los parásitos de las plantas que se instalan en tanto en cuanto su fuente nutritiva (la planta) permanece en el suelo. Este hecho se relaciona con la antigua recomendación para el control de enfermedades de dejar el suelo sin cultivar.

Otro hecho experimental que refuerza esa estabilidad del equilibrio dinámico, es como las especies de hongos – patógenas o no – procedentes de diversos sustratos y de otros suelos no se instalan en un suelo con una microbiota autóctona establecida. Si esta observación experimental es, incluso compresible, no lo es tanto la dificultad y el erratismo que tienen muchas especies fúngicas para colonizar y establecerse en el suelo previamente desinfectado. En prin-

cipio, el antagonismo ha disminuido tanto como lo han hecho las poblaciones autóctonas, y las sustancias nutritivas son, en consecuencia, mucho más abundantes.

¿Se rompe el equilibrio dinámico de un suelo con las prácticas agrícolas?¿Dicha rotura es irreversible?. Para dar una respuesta a estas preguntas, se abre el epígrafe siguiente.

1.2.- Algunos ejemplos sobre la influencia de las labores agrícolas en los microorganismos del suelo.

Se ha mantenido como un principio fundamental que las actividades del hombre modifican, notablemente, la distribución normal de los microorganismos del suelo. Modificaciones imputables al propio cultivo. Así, la uniformidad del material vegetal, el riego, el abonado o la aplicación de desinfectantes se cuentan entre las labores que mayores perturbaciones producen. Es cierto, también, que las mayores variaciones y las poblaciones microbianas más abundantes ocurren en los primeros 30 cm. Mayores profundidades implican menores poblaciones y menor influencia de las prácticas agrícolas sobre ellas.

1.2.1.- Abonado del suelo

El ejemplo elegido, pese a su antigüedad, no ha perdido actualidad y tampoco ha sido superado, hasta donde hemos podido indagar. Se refiere a un estudio sobre la microbiota fúngica en suelos cultivados como mínimo durante 50 años con una rotación anual de trigo y remolacha. Una de las parcelas no fue abonada desde 1875 hasta 1950 y otra desde 1902. Otras dos parcelas se abonaban una con estiércol y otra con abono complejo de síntesis (N, P, K). Los investigadores franceses GUILLEMAT y MONTEGUT (ver BURGES, 1960) observaron:

- Cuando se añadía abono al suelo la microbiota fúngica se modificaba en un doble sentido: se añadían nuevas especies fúngicas al suelo y favorecían el desarrollo de éstas y el de las autóctonas.

- Al comparar la microbiota de las parcelas que no habían recibido abono durante mucho tiempo con las abonadas regularmente, inventariaron la presencia de más de diez especies en estas últimas. Sin embargo, estas especies nuevas desaparecían cuando las partículas de abono desaparecían.

- La adicción de fertilizantes minerales daba resultados semejantes a los obtenidos con el estiércol.

La tabla 6 muestra como para las especies de *Penicillium* las variaciones no son tan amplias como para establecer diferencias entre las parcelas abonadas y las que no los estuvieron.

Tabla 6: Efectos de los fertilizantes sobre la abundancia de dos especies de *Penicillium* (BURGES, 1960). Se expresa en porcentaje sobre el total de colonias aisladas.

	Estiércol	N-P-K	Sin fertilizantes desde	
			1902	1875
Penicillium liliacinum	15	35	27	23
Penicillium canescens	31	43	15	11

Como se comentaba anteriormente, no parece que las variaciones introducidas por el abonado en el suelo sean permanentes y la microbiota fúngica tiende a volver a su situación de partida.

1.2.2.- Desinfección del suelo

Si hay una práctica cultural que, al menos intuitivamente, influya en la microbiota global del suelo y, por ende, en su equilibrio, esa es la desinfección del suelo, así lo refleja BURGES (1960) recogiendo observaciones de WARCUP realizadas en 1950.

El experimento se hizo desinfectando los mantillos utilizados en los plantíos forestales, para ello se aplicó durante 15 minutos una desinfección con vapor de agua (100ºC) a una profundidad de 25 cm, cubriendo la superficie con una lona. El otro tratamiento consistió en aplicar formalina del 4% de contenido de formol a razón de 2,4 $l \cdot m^{-2}$. Los análisis previos mostraron que en los suelos había más de 140 especies de hongos y de ellas unas 55 se aislaban frecuentemente en los suelos no tratados. Inmediatamente después de la aplicación del vapor no todos los hongos se aislaban hasta una profundidad de 25 cm y otras especies menguaban su presencia hasta 33 cm de profundidad. Dieciocho meses después el número de especies era menor que la existente antes de aplicar el vapor de agua. Otra apreciación importante fue que algunos hongos aislados después del tratamiento no estaban en el suelo antes de tratarlo. La microbiota bacteriana cambió mucho más rápidamente, alcanzando valores hasta 20 veces el nivel inicial antes de aplicar vapor.

En el caso de la desinfección con formalina no se produjo una reducción de la microbiota tan drástica y solo fue apreciable hasta 12 cm de profundidad. A pesar de ello, 18 meses después de la aplicación solo se aislaban la mitad de especies que se aislaron antes de tratar. En este caso también se aislaban especies no halladas antes de tratar y fue preponderante *Trichoderma*.

En ambos casos el nivel original de los microorganismos se alcanzó varios meses después. Es decir el equilibrio dinámico se apreció en estos experimentos, donde hay que subrayarlo, no hubo ninguna plantación.

Más de 50 años después MARTÍNEZ FRANCÉS (2008), estudió la microbiota fúngica en suelos de invernadero cultivados con pimiento en el Campo de Cartagena (Murcia) y comparó las variaciones de la microbiota fúngica en suelos no tratados, y desinfectados con bromuro de metilo y aplicando una biosolarización (solarización + estiércol de oveja + gallinaza) usando estiércol fresco de oveja y gallinaza. Las conclusiones de dicho trabajo son bien elocuentes y merecen ser referidas aquí. Previamente es necesario tener presente que los suelos se cultivaban con pimiento en torno a 9 meses al año, y que desde hacía mucho tiempo solo se hacía monocultivo de la solanácea. Que, aparte de utilizar bromuro de metilo, se utilizaron otros dos fumigantes químicos, 1-3 dicloropropeno + cloropicrina y oxido de propileno. Los tratamientos de biodesinfección se hicieron aplicando solarización durante 4 semanas en el mes más caluroso (agosto) y diferentes proporciones de estiércol fresco de oveja y gallinaza, que abarcaron desde 10 $kg \cdot m^{-2}$ hasta 2,5 $kg \cdot m^{-2}$ de mezcla y con 6 años de reiteración en el mismo suelo. Con estas anotaciones previas, las conclusiones fueron muy elocuentes, y de ellas es conveniente presentar algunas que apoyan el razonamiento expuesto anteriormente:

➢La microbiota fúngica general y la específica concerniente a *Fusarium*, fue mucho menos variada que la aislada por WARCUP para los mantillos. Se redujo a los géneros *Aspergillus, Fusarium, Rhizopus* y *Penicillium*; y, dentro del género *Fusarium*, las especies *F. solani, F. oxysporum* y *F. roseum*. De entre todos ellos, *F. solani* y *Aspergillus* fueron, con mucho, los más frecuentes y abundantes.

➢Los tratamientos desinfectantes sólo produjeron una disminución de las poblaciones fúngicas, pero no consiguieron llevarlas al cero analítico. Tan enérgicos fueron dos de los químicos como las biosolarizaciones.

➢Las poblaciones fúngicas iniciales, se recuperaron entre las 20 y 30 semanas después de la aplicación. No sólo no aparecieron especies y géneros nuevos, sino que *F. solani* y *Aspergillus* fueron predominantes. Sobre esta recuperación no pareció ejercer influencia, al menos analíticamente detectable el agua de riego.

Los dos ejemplos seleccionados ponen en evidencia, cómo el equilibrio dinámico del suelo actúa en el sentido de contrarrestar la acción de las desinfecciones aplicadas. Es probable que este equilibrio sea detectado con otra dinámica diferente para otros habitantes telúricos como bacterias, nematodos y actinomicetos.

1.2.3.- El regadío y el secano: La modificación de una práctica cultural y su influencia sobre la expresión de algunas enfermedades

Parece lógico relacionar aquellos hongos que producen esporas nadadoras con el exceso de agua en el suelo. Tal es el caso de reputados patógenos de plantas como: *Pythium, Phytophthora, Spongospora, Polymixa, Olpidium, Plasmodiophora* y otros, que se encargan de provocar podredumbres radiculares pero también, de trasmitir virus fitopatógenos importantes. Es conocido que el exceso de riego prioriza la multiplicación de los mencionados fitopatógenos. Sin embargo, existen otros casos donde la influencia del agua no es tan conocida y merece la pena comentar dos de ellos por las investigaciones desarrolladas en España.

El primer caso se refiere a la vid y a una enfermedad virótica grave conocida como degeneración infecciosa u hoja en abanico(Grapevine fanleaf virus, GFLV), cuyo agente causal es transmitido por el nematodo *Xiphinema index*. Sirva como advertencia previa que los nematodos son esencialmente animales de ambientes acuáticos. El estudio se realizó en un predio agrícola dedicado al cultivo de la vid en secano en el término de Manzanares (Ciudad Real). *X. index* es bastante tolerante con los porcentajes de arena, arcilla, limo ó contenido de carbonato e incluso con el pH de los suelos, siendo el contenido de humedad y la temperatura los factores más limitantes para el desarrollo de sus poblaciones, que aumentan considerablemente con la introducción del regadío, tal y como se encontró en viñedos de Tenerife (ARIAS *et al.*, 1993). Bajo las técnicas tradicionales del cultivo de la vid en La Mancha, *X. index* siempre apareció en poblaciones pequeñas (10-15 individuos·kg^{-1} de suelo), sólo se superaron los 100 ind.·kg^{-1} en Daimiel. En 1995 se localizó un viñedo en el paraje de "La Encomienda" con 14 200 cepas en el que dos años atrás se había localizado un foco con síntomas de virosis y en un intento de aumentar la productividad se había instalado riego por goteo. Se realizó un muestreo al azar de suelo y material vegetal, encontrándose que el nematodo se encontra-

ba en más del 80% de las muestras, con poblaciones superiores a los 500 ind.·kg^{-1}, y el virus en el 54% de las mismas, existiendo una correlación virus-nematodo del 66,6%. Todo ello implica que la infección se propaga rápidamente y que la reposición de las cepas muertas, práctica común y recomendable en ausencia del vector, es inviable en este caso puesto que, la presencia del vector en el suelo con tal dispersión y magnitud de poblaciones, da lugar a su infección inmediata (ARIAS *et al.*, 1997). Influencia que pudo ejercerse o bien sobre la multiplicación del nematodo vector, o bien posibilitando la migración desde las capas profundas del suelo (más húmedos en los secanos manchegos) hasta las más superficiales humedecidas por el agua de riego. Sin poder excluir que los dos fenómenos ocurriesen al mismo tiempo.

El segundo ejemplo se refiere al olivo y a las micosis del suelo más importante, que desde no hace muchos años merma las producciones y provoca la muerte de los árboles. Se trata de la verticiliosis causada por *Verticillium dahliae*.

El micromiceto es un habitante del suelo que durante muchos años tuvo una manifestación discreta en los olivares. Sin embargo la micosis alcanzó cotas preocupantes a partir del momento en que los cultivos se pusieron en regadío. Regadío que mejora considerablemente la producción en todos sus aspectos: se diluye el fenómeno de vecería, la entrada en producción es mucho más precoz y el rendimiento de cosecha es significativamente más elevado. En un principio *Verticillium dahliae* no está considerado como un hongo acuático, pero parece evidente su relación con la puesta en regadío de un árbol típico de los secanos mediterráneos. Sin embargo, la relación con el riego puede ser interpretada como las modificaciones ocurridas en la microbiota edáfica, o puede tener una relación adicional con el hecho de que las aguas de riego, tanto de pozos, como del cauce del río Guadalquivir, sean portadoras del hongo patógeno (RODRÍGUEZ-JURADO y BEJARANO-ALCÁZAR, 2007).

En estos dos casos se ha puesto de manifiesto la modificación del equilibrio del suelo, exteriorizada por la expresión de dos agentes patógenos cuya manifestación era mas que discreta. En otras palabras la agricultura, y dentro de ella un cultivo concreto, debe ser contemplada como un sistema. Cuando una de sus partes se modifica las propiedades del conjunto pueden variar muy significativamente, como en los dos ejemplos referidos.

Dos aspectos de la microbiología del suelo han sido resaltados en esta introducción: la fungistasis y el equilibrio dinámico de las poblaciones microbianas que viven en los suelos agrícolas. Los dos fenómenos son necesarios para comprender cómo el suelo es un “ente vivo”, con propiedades que hacen posible el desarrollo de las plantas. Pero también como sus propiedades sirven para regular la expresión de las enfermedades que tienen su origen en él. Enfermedades que pueden abarcar patógenos primarios, como *Gaeunemanomyces graminis* en trigo y *Verticillium dahliae* en olivo, hasta parásitos de debilidad como los que se asocian con el fenómeno de la “fatiga” o “tierras cansadas” de origen microbiano. En los apartados siguientes se presentará esos aspectos que permiten sugerir que el suelo es un “ente vivo”.

2.- Suelos supresivos a las micosis vasculares

La existencia de tierras en las cuales ciertas enfermedades infecciosas de las plantas no pueden expresarse, pese a la presencia simultánea del patógeno, del hospedador sensible y de un entorno favorable a la manifestación de la enfermedad, ha sido intuida desde finales del siglo pasado (ROUXEL, 1978; RODRÍGUEZ-KÁBANA y CALVET, 1994). Las denominaciones han sido muy variables, aunque en la actualidad parecen pervivir una de ellas: suelo **supresivo** califica a aquel que es poco o nada receptivo a una enfermedad; el opuesto, **conductivo**, **sensible** o **no supresivo**.

BAKER y COOK (1974) conformaron varias clases de suelos supresivos: 1) suelos en los que el patógeno o no puede instalarse o no puede persistir; 2) suelos en los cuales el parásito puede establecerse pero causa poco o ningún daño, y 3) suelos en los cuales el patógeno se instala y provoca enfermedad que con el tiempo va desapareciendo aun cuando el patógeno quede establecido en dicho suelo.

Numerosos suelos supresivos han sido descritos y ponen de manifiesto que el fenómeno no se limita a especies patógenas de hongos o bacterias, sino que alcanza a fitonematodos como *Heterodera avenae* (KERRY, 1980), véase a tal efecto la tabla 7. Tampoco se restringen a un área geográfica concreta, pues se encuentran distribuidos por todo el mundo. Es decir, los suelos supresivos constituyen un fenómeno mundial, como no podría ser menos, dado que la fungistasis es una propiedad de todos los suelos habitados por microorganismos.

Tabla 7: Ejemplos de suelos resistentes a diversas micosis y bacteriosis

Tipo de enfermedad	Agente incitante
Podredumbre del "pie" de las plantas (raíz, cuello y base del tallo)	*Gaeumannomyces graminis*
	Fusarium solani f. sp. *phaseoli*
	Fusarium solani f. sp. *cerealis*
	Didymella lycopersici
	Armillaria mellea
	Streptomyces scabies
	Sclerotium rolfsii
	Phomopsis sclerotioides
	Phytophthora cinnamomi
	Pythium spp
	Rhizoctonia solani
Enfermedades vasculares	*Fusarium oxysporum* f. sp. *batatas*
	Fusarium oxysporum f. sp. *lini*
	Fusarium oxysporum f. sp. *lycopersici*
	Fusarium oxysporum f. sp. *melonis*
	Pseudomonas solanacearum
	Verticillium dahliae

El objeto de esta exposición es mostrar la complejidad del suelo, y presentarlo desde el punto de vista de especialistas en Patología de plantas, como un "ente vivo". Por esta razón se han elegido como ejemplos los suelos supresivos a las Fusariosis vasculares de las plantas, que estarían agrupados entre los que BAKER y COOK (1974) denominaron: suelos en los cuales el parásito puede establecerse pero permite poca o nula expresión de enfermedad.

¿Qué relación existe entre un suelo supresivo a una "traqueofusariosis" y la consideración del medio edáfico como "ente vivo"?

Es un lugar común entre los fitopatólogos buscar las causas de una enfermedad cuando esta ha aparecido. Se considera, en consecuencia, "normal" aquel cultivo que no presenta ninguna planta enferma. Es, por lo tanto, frecuente considerar como suelos **no infectados** aquellos que soportan cultivos sanos. Esto no es totalmente exacto y tampoco es siempre así. Los suelos supresivos aportan la precisión, tal y como se muestra en la tabla 8. Es decir, que la respuesta para una misma dosis y tipo de inóculo es bien diferente según el tipo de suelo donde se introduzca el patógeno. De manera que, para la tierra denominada supresiva, el ambiente favorable, el hospedador sensible y el inóculo patógeno permiten una casi nula exteriorización de la Fusariosis vascular. Los ejemplos presentados en la tabla 8 son los extremos de un gradiente. Es decir, que tratando de precisar la intensidad del fenómeno, la respuesta de diferentes tipos de suelo frente a la Fusariosis del melón, también difiere, como muestra la tabla 9. De manera genérica, COOK y BAKER (1983) distinguen en este "efecto supresor" dos clases, una de tipo general (tabla 9) y otra específica (tabla 8). Realmente, viene a corroborar las ideas de LOCKWOOD (1981, 1988) sobre la existencia generalizada de la fungistasis en los suelos no vaciados biológicamente.

Tabla 8: Porcentajes de plantas sanas de melón, después de dos meses de cultivo en tierras supresivas y no supresivas, infectadas artificialmente con Fusarium oxysporum f. sp. melonis raza 0 (ALABOUVETTE, 1983)

Núm. propágulos de *F. o. f.* sp. *melonis* aportados por g de tierra	Plantas sanas (p 100)	
	Tierra resistente	Tierra sensible
0	100	100
100	100	15
300	95	0
800	90	0

Tabla 9: Porcentaje de mortalidad en plantas de melón, cultivada en diferentes suelos infectados con *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* a los dos meses de cultivo (ALABOUVETTE, 1983)

Núm. propágulos de *F. o.* f. sp. *melonis* aportados por g de tierra	Porcentaje de plantas muertas				
	Procedencia de los suelos				
	Ouroux (*)	Bretenières	Tillenay	Dijon	Châteaurenard (**)
0	0	0	0	0	0
100	45	6	0	0	0
200	39	0	0	0	0
400	34	6	6	0	0
800	45	50	6	0	0
1600	94	50	66	44	0
3200	84	94	67	44	0
8100	100	94	72	50	0
24000	100	100	100	83	6

(*) suelo no supresivo; (**) suelo supresivo

Para comprender como un mismo inóculo de *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* no induce el mismo nivel de enfermedad y está en función del tipo de suelo donde es introducido, debe tenerse presente que el suelo no es un medio inerte, ni en el plano físico-químico ni en el biológico, y que el patógeno, fuera del hospedador, tiene una vida saprofítica sometida a las influencias, favorables o no, de los diferentes factores del entorno. Se volverán a tomar estas aseveraciones más adelante, que han sido enunciadas en este lugar para introducir la definición de **receptividad de un suelo a una enfermedad de origen telúrico**. Definición que, textualmente, se enuncia así: "*es la capacidad de un suelo para permitir la instalación, el desarrollo y la conservación del agente infeccioso, así como la expresión de su poder patógeno sobre una población de hospedantes sensibles*". Y es necesario poner atención, pues el concepto se refiere a una micosis de origen edáfico y no a un agente patógeno, pues la **receptividad** integra a todos los factores que en el suelo provocan una disminución de la gravedad de la enfermedad y no sólo a aquellos que actúan sobre la instalación del agente patógeno. Hay que diferenciar, en este último caso, **la capacidad de acogida de un suelo para un inóculo**, caracterizada, entre otros factores, por las mediciones de la densidad de inóculo, el desarrollo saprofito, etc.

Bastaría lo expuesto hasta ahora para intuir que es el suelo, en su conjunto, quien influye en la exteriorización de una micosis. Conjunto del que no pueden separarse la componente biológica (fracción viviente) de las características físico-químicas. Sin embargo es importante adentrarse en la **delimitación de ese fenómeno de supresividad**.

2.1.- Naturaleza microbiana

En los suelos supresivos a la Fusariosis vascular del melón era prescriptivo conocer si el medio telúrico actuaba como medio físico-químico o como elemento biológico desfavorable a la enfermedad. Los experimentos a base de tratamientos biocidas (irradiaciones con rayos gamma, bromuro de metilo y vapor de agua) aplicados al suelo, destruyen la resistencia paralelamente a una fuerte disminución de las poblaciones microbianas. Se estableció así que supresividad estaba directamente ligada a la actividad microbiana del suelo. Sin embargo, resulta imposible afirmar que las características físico-químicas del suelo no juegan ningún papel en la resistencia. Esta dificultad está avalada por los trabajos realizados sobre los suelos supresivos a la Fusariosis vascular de la platanera (Mal de Panamá, agente incitante *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*), que tendían a mostrar que todos ellos eran suelos pesados debido a las arcillas montmorilloníticas que contenían. Montmorillonitas capaces de estimular la actividad bacteriana, actividad que se interpretó entonces como un freno a la multiplicación de los Fusaria. A fuer de reiterar, una vez más, interprete el lector las inseparables componentes mineral y biológica de los suelos.

2.2.- Trasmisibilidad

Propiedad particularmente interesante, ligada a la naturaleza microbiológica de la supresividad. El hecho de que las mezclas entre suelos supresivos y no supresivos adquieran la resistencia, es verdaderamente notable, e, inevitablemente, sugeridor de aplicaciones prácticas.

En este punto es necesario aclarar que todos los factores que favorecen la colonización del suelo aceptor (no supresivo) por los microorganismos del suelo dador (supresivo), facilitan, igualmente, la transmisión de la resistencia. Así, por ejemplo, un tratamiento previo al suelo supresivo (100 ºC, 30 min, vapor de agua), acompañado de un aporte de sustancias nutritivas (glucosa, almidón, etc), entraña una colonización eficaz de nichos ecológicos disponibles, permitiendo alcanzar un buen nivel de supresividad con sólo el uno por ciento de suelo supresivo en la mezcla.

2.3.- Especificidad

La supresividad, en el ejemplo que sustenta esta explicación (Fusariosis vascular del melón), se ejerce específicamente contra las formas especializadas de *Fusarium oxysporum*. La eficacia ha sido ensayada con éxito para *F. o.* f. sp. *lycopersici* (incitante de la Fusariosis vascular del tomate), *F. o.* f. sp. *dianthi* (incitante de la Fusariosis vascular del clavel), *F. o.* f. sp. *cyclaminis* (incitante de la Fusariosis vascular del ciclamen), *F. o.* f. sp. *lini* (incitante de la Fusariosis vascular del lino). Sin embargo, su efecto es nulo sobre la verticiliosis (agente causal *Verticillium dahliae*) que es otra traqueomicosis común en múltiples cultivos. Tampoco su acción se hace patente contra las micosis cuya sintomatología más común es la podredumbre del pie del hospedador, y que son ocasionadas, entre otros, por: *Pythium* spp, *Phytophthora* spp, *Sclerotinia minor, Sclerotinia sclerotiorum, Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici, Fusarium solani* f. sp. *cucurbitae, Pyrenochaeta lycopersici, Phomopsis sclerotioides* y *Macrophomina phaseolina*.

Los hechos relatados hasta aquí muestran, de manera empírica, como el suelo en su conjunto, se comporta como un "ente vivo". Procede ahora adentrarse en las interioridades del me-

dio edáfico para conocer, hasta donde su opacidad ha permitido, algunos aspectos de la ecología microbiana que inciden directa o indirectamente sobre la supresividad a las micosis vasculares. Es conveniente para tal fin, volver al esquema de la Figura 1. En él la **competición por el alimento** (energía) es el motor de todos los otros fenómenos (lisis, fungistasis, antibiosis, parasitismo, etc.). Nótese, a tal efecto, como se ha puesto un énfasis especial en las fuentes de energía en el Patosistema. Energía fluyente de dos **nichos** ecológicos claros, uno la **materia orgánica muerta** (representada por las raíces en descomposición y evocadora de las capacidades saprofitarias de los patógenos) y otro **la rizosfera** donde ocurren, sin duda, los fenómenos más determinantes para que la infección sea un éxito. La rizosfera representa un flujo energético continuo gracias a las secreciones de la planta.

¿Qué microorganismos son responsables de la resistencia?

Los tratamientos térmicos al suelo a temperaturas comprendidas entre 50 y 100ºC delimitaron que la resistencia desaparece entre 50 y 55ºC, al tiempo que se detecta una elevada disminución de la microbiota. Para conocer el papel de los hongos en la supresividad, las especies más frecuentemente aisladas fueron inoculadas en los suelos supresivo y no supresivo, previamente tratados con vapor de agua. Los resultados: sólo las especies *Fusarium oxysporum* y *Fusarium solani* restablecían un nivel de supresividad aceptable en el suelo supresivo y no en el no supresivo. Los experimentos resumidos en la Figura 5, bien ilustran el párrafo anterior.

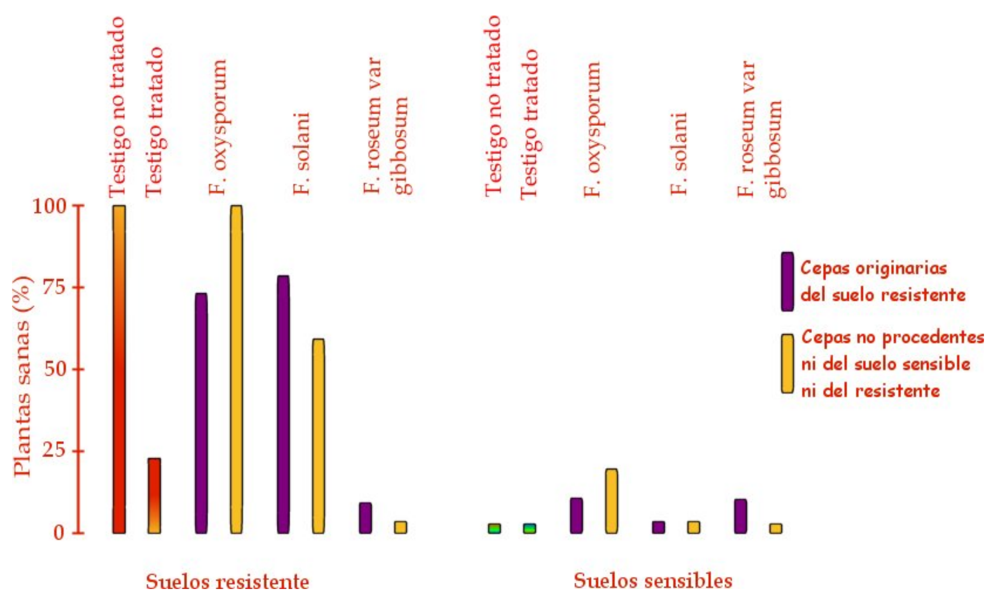


Figura 5: Capacidades de los Fusaria, originados o no del suelo resistente, pararestablecer la resistencia en suelos sensible y resistentes, previamente desinfectados con vapor de agua (100ºC, 30 min). Inoculación con *F. oxysporum* f. sp. *melonis* (500 propág·g^{-1}). Valoración a los 60 días de la infección experimental (Rouxel, 1978)

Dos reflexiones motivan estos resultados:

A.- Son miembros del mismo género, e incluso de la misma especie para la que se ejerce la supresividad, los que restablecen de manera importante aquella. Hay que añadir, además, que en los suelos supresivos la microbiota fusárica es mucho más elevada – 10 veces más – que en los sensibles, como se presenta en la tabla 10.

Tabla 10: Densidad de población de Fusarium en suelo supresivos y no supresivos,

expresada en propágulos·g-1 suelo seco (ALABOUVETTE, 1983)

	Fusarium (total)	F. oxysporum	F. roseum	F. solani
Suelo supresivo (cultivada)	16.377 ± 394	6.184 ± 20	9075 ± 443	119 ± 114
Suelo no supresivo (cultivada)	600 ± 29	332 ± 9	165 ± 35	103 ± 16

Estas constataciones evocan una competición intragenérica, o incluso, intraespecífica entre las poblaciones naturales de *Fusarium* en los suelos supresivos.

B.- La segunda reflexión concierne al suelo como medio físico-químico, que parece actuar como elemento no desdeñable en la supresividad.

¿Cuáles son los mecanismos de la resistencia?

De manera general, el mecanismo propuesto para explicar la supresividad en los suelos a las micosis vasculares ha sido **la competición por diferentes elementos nutritivos**. Dos modelos han sido especialmente estudiados. Uno referente a la supresividad a diferentes formas especializadas de *Fusarium oxysporum* en el valle del río Durance (Francia) (ROUXEL, 1978; ALABOUVETTE, 1983; LEMANCEAU, 1988) y otro referente a suelos supresivos para hongos del mismo género de los valles de San Joaquín y Salinas (California, EEUU) (COOK y BAKER, 1983; BAKER, 1984; SCHER, 1986).

Los trabajos de los diferentes equipos mencionados aportan una cierta luz sobre la inseparable relación entre la fracción viva del suelo y la típicamente pedológica. Así, en los suelos franceses la resistencia se ha ligado a la competición general por el carbono entre poblaciones patógenas y no patógenas de *Fusarium*, mientras que, la supresividad de las tierras californianas se ha asociado a la competición por el hierro, inducida por ciertas bacterias flurescentes del género *Pseudomonas*.

Un estudio crítico (LEMANCEAU, 1988) comparando ambas hipótesis, puso de manifiesto que en los suelos de Francia la **competición por el hierro** es un fenómeno ampliamente repartido, que se ejerce tanto en los suelos supresivos como en los no supresivos. Su **intensidad** depende del contenido en hierro de los suelos, ligado íntimamente a las características físico-químicas de éstos (pH, contenido en calcio), que condicionan la disponibilidad de este elemento para los microorganismos implicados. Lejos de concluir con una crítica excluyente, el trabajo menciona lo complementario de ambas hipótesis de la siguiente manera: cuando las necesidades de carbono han saciado la alimentación de la población de microbios, el nivel de supresividad del suelo depende de la disponibilidad de hierro. El fenómeno ocurre tanto en las tierras supresivas como en las no supresivas, aunque juega un papel más decisivo en el suelo no supresivo.

El papel de las bacterias fluorescentes del género *Pseudomonas* (rizobacterias) fue explicado por el poder quelante de los pigmentos fluorescentes (**pioverdina**) sobre el hierro, que lo ponen en forma directamente asimilable para los seres vivos. Sin embargo, también los **Fusaria** pueden quelar el hierro (Fe^{++}) de manera comparable a través de las **fusarinas**.

Las finezas experimentales expuestas – aparte de sugerir que el suelo se comporta como un ente vivo – son un pálido reflejo de la compleja realidad microbiana en el suelo. Así, por ejemplo, poner en claro la competición nutritiva entre cepas patógenas y no patógenas de *Fusarium oxysporum* es un problema arduo, sobre todo cuando se pretende demostrar que las cepas

patógenas son menos aptas para competir por el alimento. Si esto fuese así, quedaría explicada la esencia de la supresividad de los suelos a las Fusariosis vasculares. Pero fracciónese la propuesta y compruébese, una vez más, la compleja realidad.

¿Cómo ocurre la competición por los sitios de infección en la raíz?¿Cómo en la rizosfera?

Inevitablemente hay que volver a mirar el esquema de la Figura 1. Al explicarlo se había asimilado la raíz de una planta a un nicho ecológico, motor de las poblaciones microbianas, gracias al flujo de alimentos continuos que sus excretas representan.

La colonización de la raíz de una planta hospedadora por una población de *Fusarium oxysporum* patógenas, necesita una **germinación** previa de los propágulos y la **supervivencia** de los tubos germinativos en el suelo antes de la contaminación del hospedante. Aunque dependiendo de criterios, se admite que esta distancia es inferior a 1mm (FOSTER *et al.*, 1984). La cofia y la zona activada de alargamiento son las partes en las cuales la exudación radicular es más intensa, constituyéndose en las regiones radiculares donde se inicia las interacciones del hongo y de la raíz (HUISMAN, 1982). Son GERIK y HUISMAN (1984) quienes estudiando la colonización de las raíces de algodón por *Fusarium oxysporum* sugieren cómo la frecuencia óptima de aislamiento ocurre a una distancia máxima de 1 cm por encima del ápice. Si se compara el rápido crecimiento de la raíz con la inmovilidad relativa del hongo, sólo los propágulos capaces de germinar en pocas horas (6-10 h como máximo) participarán en la colonización de la raíz. Es COUTEAUDIER (1989) quien demuestra que el máximo de germinación para *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* en la rizosfera y en el suelo se alcanza a las 7 horas, concluyendo que en dicho fenómeno está "*implicado el estado fisiológico de los propágulos que es función directa de la forma en que se han producido*". Veánse las razones experimentales de dicha concreción:

La capacidad germinativa, en la rizosfera, de los distintos tipos de propágulos procedentes de tres tipos de inóculo diferentes (obtenidos, respectivamente, en suelo, talco y cultivo líquido) están correlacionados con la capacidad para infectar y producir la enfermedad.

La Figura 6 resume la cinética de la germinación de las esporas en la rizosfera en función del tiempo. La Figura 7 refleja la gravedad de la enfermedad. *Es nítida la correspondencia entre el inóculo que más germina y la severidad de la Fusariosis vascular.*

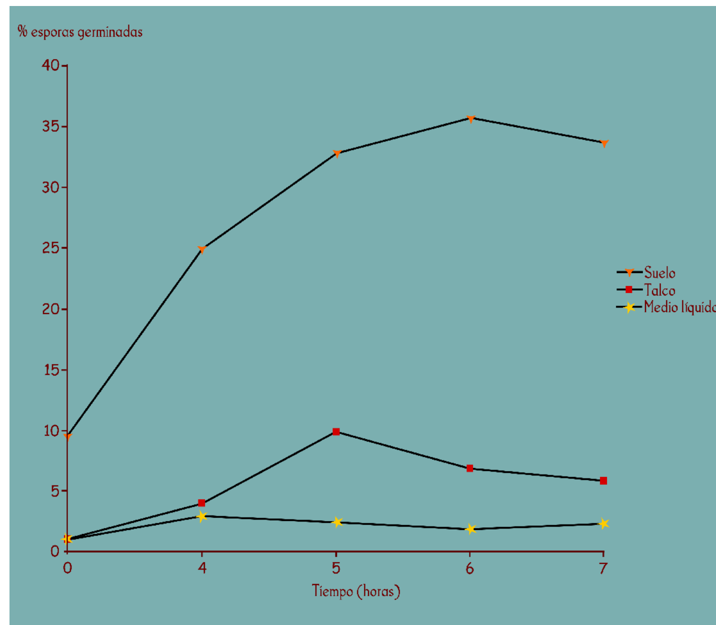


Figura 6: Cinética de la germinación de propágulos de *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lini*, preparados en diferentes medios, en la rizosfera de una plántula de lino (*Linum usitantissimum*). Cada inóculo fue aportado a la concentración de $5{\cdot}10^4$ $CFU{\cdot}g^{-1}$ de suelo (Couteaudier, 1989)

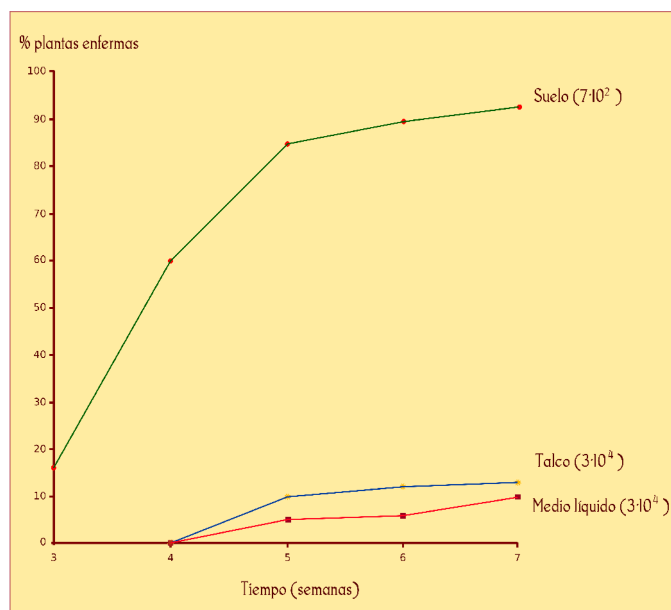


Figura 7: Evolución del porcentaje de plantas enfermas de lino con el transcurso del tiempo, en un suelo natural inoculado con inóculos de *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* preparados de diferentes maneras (Couteaudier, 1989)

Los resultados presentados indican que el potencial infeccioso de un suelo varía ampliamente según el tipo de inóculo utilizado. Las clamidosporas del suelo desinfectado inducen un potencial infeccioso muy superior al inóculo originado con el talco, incluso superior al potencial infeccioso del suelo inoculado con una suspensión de conidias. La observación permite especular con que existen diferencias marcadas entre las potencialidades patógenicas de las esporas producidas en un suelo desinfectado, y las originadas en el talco o en un cultivo líquido. Incluso, esta diferencia es apreciable con respecto a las esporas producidas en un suelo

natural. Es decir que la incubación en un suelo natural de los propágulos induce la formación de esporas de calidad inferior a la de las producidas en un suelo desinfectado, probablemente debido a las débiles actividades enzimáticas desarrolladas en el suelo sin desinfectar. Estas calidades podrían cifrarse en reservas nutritivas o de espesor de la pared. Las diferencias fisiológicas implicarían, entonces, una reducción de su capacidad germinativa y de su poder infectivo. Capacidad germinativa insuficiente aún en presencia de una raíz y de sus exudados.

Es tentador, en base a los experimentos presentados, evocar con el comportamiento de los propágulos un cierto concepto de "**memoria" del suelo**, ya que los microbios se comportan según su origen desde el punto de vista de su infectividad. Y es evocadora esta observación sobre el fundamento de la recomendación antigua para controlar las enfermedades edáficas, que se conoce como rotación cultural. Posiblemente una planta no sensible a un patógeno no va a favorecer su desarrollo en el suelo.

¿Qué pasa cuando la raíz de una planta está micorrizada?

Hasta ahora se ha expuesto la complejidad que presentan los estudios sobre el parásito en un suelo desnudo y en la vecindad de la raíz de una plántula. Si se añade, además, la simbiosis entre un hongo y una raíz el modelo, sencillamente, se complica más. Es por ello, quizás, que el papel de las micorrizas en la protección de plantas "vis a vis" de los patógenos tiene, en la actualidad, un balance dudoso. Es decir, al lado de ejemplos experimentales donde la micorrización despliega un papel protector que se dibuja claro, existen otros en los cuales ocurre todo lo contrario. Algunas revisiones bibliográficas sobre el tema, pese a su voluntarismo, reconocen esta realidad (TELLO *et al.*, 1987; PERRIN, 1991; RODRÍGUEZ-KÁBANA y CALVET, 1994).

En el universo microscópico del suelo, el hongo fitopatógeno no se enfrenta, sólamente, a otros microorganismos con capacidades saprofitarias concretas, sino a los hongos micorrícicos que parecen disponer de netas ventajas para colonizar las raíces. Colonización, no se olvide, que encierra una verdadera infección del hospedante. Dichas ventajas pueden colegirse de su papel más conocido: solubilizar el fósforo del suelo. O, de su comportamiento como simbiontes casi obligados, con una vida saprofitaria pequeña o nula, tal vez, por desconocida.

Por otro lado, la micorrización representa una transformación de la raíz tanto desde el punto de vista morfológico como fisiológico. Transformación que, de manera lógica, va a favorecer al hongo micorrícico. Así, DAVIS y MENGE (1980) mostraron cómo los tejidos radiculares de *Citrus* sp, ocupados por los hongos micorrícicos vesículo-arbusculares (MVA) son los mismo que prefieren *Phytophthora parasitica* y los nematodos fitoparásitos. Este efecto físico de ocupación de los sitios de infección en la raíz, también ha sido evocado para las ectomicorrizas, aunque son los fenómenos de antibiosis los que más han justificado la ventaja colonizadora de la raíz, como mecanismo antagonista frente al patógeno o a otra microbiota.

Junto a estas transformaciones morfológicas existen, como se apuntaba más arriba, otra de índole fisiológica. La propiedad de las micorrizas para solubilizar el fósforo en el suelo, incrementa su presencia en las raíces, reduciendo su permeabilidad (RATNAYKE *et al.*, 1978) e influyendo en la cantidad y calidad de los exudados radiculares. Así, aumenta la síntesis de isoflavonoides, la concentración de proteínas y aminoácidos, polisacáridos insolubles y lignina.

Estas modificaciones dieron pie para pensar en la existencia de un "*ambiente micorrizosférico*" capaz de ejercer un papel protector frente a los parásitos. Algunos experimentos fomentaron esta idea. Así, KATZNELSON (1962), en las micorrizosferas formadas con ectomicorrizas, vieron un incremento de las densidades de actinomicetos y bacterias y un incremento de las de los hongos. Años más tarde, BAREA y AZCÓN AGUILAR (1982) midieron un notable aumento de *Pseudomonas fluorescens* en las raíces de plantas con MVA. La fineza de las observaciones alcanza al efecto sinérgico que este "ambiente" puede producir sobre el hongo micorrícico. A tal punto, se han comprobado sinergizantes del hongo micorrícico, en dicho "ambiente" microorganismos, como *Pseudomonas fluorescens, Rhizobium, Azotabacter y Trichoderma* sp. Es cierto, que también existen experimentos que muestran todo lo contrario.

Con ser muchas las finezas experimentales sobre micorrización y protección de plantas, los resultados son magros. Magros puesto que el fenómeno no parece generalizable. Sin embargo, pese a los interrogantes por resolver, muestran, una vez más, la capacidad vital del suelo.

3.- La fatiga del suelo o el fenómeno de las tierras cansadas.

No deja de sorprender que al revisar trabajos sobre microbiología de los suelos y sobre enfermedades edáficas las referencias sobre el fenómeno de fatiga del suelo sean muy escasas. Demasiado, desde nuestro punto de vista. Sin embargo, existen citas que demuestran que entre los especialistas en el control de enfermedades edáficas obtenían resultados que no se podían explicar, tal es el caso de los datos presentados por MARTIN en 1950 (citado por BURGES, 1960) sobre un importante ensayo de desinfección del suelo. MARTIN plantaba naranjos y tomates un mes después de desinfectar el suelo, y lo más interesante del caso es que aunque la cloropicrina destruía por completo los hongos, durante los dos primeros meses de cultivo los naranjos crecían vigorosamente.

En una reciente publicación TELLO y LACASA (2004) presentaron una retrospectiva histórica (sexenio 1979-1985) sobre sus trabajos experimentales para controlar *Phytophthora capsici*, agente causal de la seca o tristeza del pimiento. Los autores concluían que si bien cualquiera de los tratamientos de desinfección evaluados no eran capaces de controlar totalmente al parásito, recomendaban el uso del bromuro de metilo por incrementar la aplicación del fumigante, de manera muy notable, la producción. En esencia es el "*efecto bromuro*", puesto en evidencia por los mencionados autores, lo que ha conducido a concluir en la existencia de una "*fatiga*" acusada del monocultivo de pimiento en los suelos de los invernaderos del Campo de Cartagena que puede llegar, en ausencia de patógenos, a caídas de un 60% de la producción (LACASA *et al.* 2002; GUERRERO *et al.* 2004). Este "*efecto bromuro*" ha sido, además, un argumento esgrimido por los agricultores de la zona para oponerse a la retirada del gas neurotóxico, como exigen los compromisos de la Unión Europea con el Protocolo de Montreal.

El efecto de la fatiga del suelo sobre las mermas de producción no es un tema muy tratado en la bibliografía. Es raro encontrar aseveraciones como la de MESSIAEN *et al.* (1991) cuando relatan para el tomate lo siguiente: ...*una encuesta realizada en el Sur de Francia evaluó entre un 20 y un 30% las pérdidas de rendimiento en tomates para la industria en explotaciones que manifestaban una fatiga del suelo por una repetición demasiado frecuente del cultivo*. Y, añaden, *Pyrenochaeta lycopersici es el agente principal de esta "fatiga"*. Como recomendación para el control de la "*fatiga*", ofrecen dichos autores, no sólo la desinfección del suelo (poco practicable en cultivos extensivos) sino además el subsolado, que permite el acceso de las raíces a nuevas capas de suelo, contribuyendo a enderezar la situación.

Conviene, por lo tanto, tratar de matizar el concepto de "*fatiga del suelo*". La exploración bibliográfica nos ha surtido de pocas publicaciones, y la mayoría de ellas corresponden a observaciones parciales en cultivos concretos. Es razonable, por tanto, basar nuestros puntos de vista en el trabajo más coherente y amplio sobre el tema que hemos encontrado: *La fatiga des sols. Diagnostic de la fertilité dans les systèmes culturaux*. Correspondiente al *vigésimo tercer coloquio de la Sociedad Francesa de Fitopatología, celebrado en Versalles (Francia) durante el año 1982*.

3.1.- El concepto de fatiga del suelo. Su delimitación experimental

¿Qué es la "*fatiga*" del suelo?. Los vocablos anglosajones que se utilizan son diferentes: *soil sickness, soil fatigue, tired soil, replant disease,* como bien recogen en una revisión CE-

BOLLA ROSELL y MAROTO BORREGO (2004). Entre los profesionales de la agricultura españoles el término más utilizado ha sido el de "*tierra cansada*", como bien señalan los mencionados autores. En francés la denominación es *fatigue.*

Los términos "*fatiga*" y "*cansada*" son, evidentemente, muy antropomórficos. Revelan connotaciones del estado de los hombres y/o animales y casan perfectamente con la consideración de "ente vivo" dada al suelo y argumentada en este texto.

Es procedente, antes de explorar las definiciones dadas para la *fatiga del suelo,* aclarar lo que en agronomía algunos denominan *factor limitante* para un cultivo. Este término fue definido hace años por LIEBIG (BOHUOT, 1983a) para indicar que la carencia de cualquiera de los elementos básicos (N, P y K) significaba una caída de la producción importante. Se estaba refiriendo el promotor alemán de los abonos minerales a la necesidad del uso de éstos para evitar dichas limitaciones. Pero es evidente que estos no son los únicos factores limitantes, máxime si consideramos la agricultura como un *sistema,* donde para evitar esas limitaciones debemos mantener el equilibrio. Por lo tanto, la metodología del diagnostico de la fatiga de los suelos deberá estar basada en detectar y caracterizar dichos factores limitantes, especialmente los menos aparentes que no son, precisamente, los equilibrios nutricionales básicos de los cultivos. Así, podría interpretarse la no desinfección con bromuro de metilo en los pimentonales del Campo de Cartagena como un factor limitante para la producción del orden de hasta el 60%.

La fatiga del suelo no se refiere a la acción de un patógeno en concreto. En este caso, la aplicación de los postulados de KOCH sería suficiente para establecer una relación simple causa-efecto. La supresión de la causa, anularía el efecto. La sospecha de un fenómeno asimilable al de las *tierras cansadas* se fundamenta en un complejo síndrome: pérdida de rendimientos, enanismo de las plantas, amarilleos, retraso en el desarrollo, y, quizás, un largo etcétera. En estas situaciones los factores limitantes que pueden intervenir son múltiples y actúan de manera simultánea o sucesiva, adquiriendo o no efectos acumulativos. Esclarecer una complejidad como la apuntada implica, necesariamente, una encuesta minuciosa sobre los campos que manifiesten ese "*cansancio*". Se comprenderá, a partir de aquí, la dificultad inherente para dar una definición satisfactoria del fenómeno de la *fatiga del suelo*.

Ha sido criticado el término lingüístico empleado. Para algunos la *fatiga* no es mas que una deformación irrecuperable de los metales sometidos a un esfuerzo. Para muchos de nosotros, su significación biológica es perfectamente aplicable si consideramos que todo suelo es algo vivo, gracias a la fracción biológica que lo compone y lo hace productivo. De hecho, las rotaciones o los barbechos consustanciales al mantenimiento de la fertilidad de muchos de los campos de España, son un "tiempo de reposo" para rehacerse de la *fatiga*. La otra cara, la ausencia de reposo, es la que presentan los cultivos intensivos en los cuales se ofertan continuamente novedades, más o menos ensayadas y más o menos eficaces, para evitar esos fenómenos de cansancio. Podría pensarse en los cultivos sin suelo o en las numerosas formulaciones a base de aminoácidos para mejorar las cosechas, como ejemplos posibles de encubrir fatigas sin quererlas considerar por su complejidad agronómica.

Una idea de las dificultades que se han encontrado los autores para dar una definición exacta, como corresponde a toda definición, la aportan las emitidas por varios de ellos.

Así, SCOTTO LA MASSESSE (1983) la delimita de la siguiente manera: *La fatiga específica de los suelos se define por la reducción del desarrollo de ciertos cultivos cuando éstos*

se repiten, dos o más veces, en ciertos suelos y cuyo origen queda por explicar. Más amplia, para ser específica, no puede ser la definición.

Por su parte BOUHOT (1983a), la delimita como reflejan CEBOLLA ROSELL y MAROTO BORREGO (2004): *la perturbación de la fertilidad de los suelos debido a causas múltiples que pueden ser en el campo acumulativas, sucesivas o simultáneas*.

Para CEBOLLA ROSELL y MAROTO BORREGO (2004), *un crecimiento deficiente y anómalo de plantas, así como una pérdida de producción en sistemas de cultivo continuado como los huertos replantados y los monocultivos en huerta y ornamentales*.

HOESTRA (1983) explica así el fenómeno de fatiga en los suelos holandeses: *En Holanda, un país con una superficie limitada y una elevada densidad de población, la agricultura es, en general, intensiva. En estas condiciones no sorprende que los suelos manifiesten fatiga de manera regular. En mi opinión, las fatigas de los suelos están ligadas a los monocultivos o a cultivos repetidos con frecuencia y están causadas por un conjunto de factores, a menudo desconocidos o parcialmente conocidos*.

Mayor precaución muestra SEBILLOTTE (1983) en su definición: *La fatiga de los suelos, expresión peligrosamente antropomórfica, traduciría los efectos nefastos de una repetición de un sistema de cultivo o de algunos de sus componentes sobre la aptitud del medio (el suelo interactuando con los otros componentes) para satisfacer las funciones que le son asignadas*. Para este autor la señal de alarma sobre la presencia de fatiga aparecería al comparar los rendimientos obtenidos con aquellos que se esperaban o con los de campañas anteriores. La prudencia expresada por SEBILLOTTE está fundamentada en la evaluación de esos rendimientos, de manera que no nos lleven a error a la hora de interpretar la existencia de fatiga en el campo. Prudencia que se basa en dos problemas a resolver: caracterizar el medio y diagnosticar aquello que en los diferentes estados del medio actúa sobre el rendimiento del cultivo. Entendiendo por medio el conjunto del cultivo: ambientes aéreo y telúrico, técnicas culturales, variedades, etc. Es decir, todo aquello que determina el potencial agrícola para una superficie cultivada, un sistema de cultivo y un medio dado.

Son tan amplias las definiciones que denuncian con nitidez la falta de conocimientos sobre el tema. Es comprensible la amplitud, en tanto en cuanto no se conozca el o los *orígenes* del fenómeno, como indica SCOTTO LA MASSESSE (1983). Y son útiles por cuanto tratan de avisar y delimitar fenómenos de pérdidas de producción en agricultura, hasta el presente muy poco atendidos y sobre los que se actúa *a ciegas*, evaluando sus consecuencias *a posteriori* y con asiduidad *a fortiori*.

En 1982, BOUHOT (1983a), reflexionaba refiriéndose a la fatiga con la siguiente expresión: *Actualmente el hombre de campo observa que sus rendimientos no se materializan en lo esperado y nadie sabe por qué*. Han pasado más de veinte años y pocas han sido las informaciones científicas y técnicas dadas a conocer, este hecho anima el texto que se incluye en este capítulo. Parece conveniente repasar algunos ejemplos encontrados en la bibliografía que aporten sus luces y sus sombras para poder matizar los resultados que se detallan más adelante.

3.2- Casos de fatiga del suelo en agricultura y su etiología.

La fatiga descrita para los cultivos de **remolacha azucarera** (*Beta vulgaris* L.), la hizo RICHARD-MOLARD (1983) asociando la fatiga de los suelos remolacheros franceses a la intensificación de los cultivos que se ha hecho sin *respetar las reglas agronómicas fundamentales*. En apoyo a esta observación compara dichas pérdidas a las de los campos alemanes, con un 30% de mermas de cosecha sostenidas. Por su parte BOUHOT (1983b) intentando conocer estas pérdidas en 33 suelos de diferentes regiones francesas, establece que en el 97% de esos suelos el factor limitante está ligado a la presencia de nematodos, de hongos o a necrosis radiculares. Y en el 45% la causa es imputable, por explicada experimentalmente, a bajos niveles de pH y carencias de potasio, fósforo, manganeso o zinc. No encuentra, sin embargo, una correlación entre el bajo contenido en materia orgánica y el cansancio de las tierras. Hay en este estudio, usando un modelo experimental, una clara correlación entre la repetición del cultivo y la fatiga de los suelos. A más intensificación mayor efecto fatiga. Pese a tratarse de experimentos en modelos reducidos los resultados tienen una correlación con lo observado en el campo.

La fatiga descrita para los **trigos** franceses nos provee de unas informaciones que permiten, sin duda, conocer las dificultades para definir la fatiga del suelo en este cultivo. BODET (1983) relata cómo la repetición del trigo de invierno en la mitad norte de Francia puede alcanzar mermas de producción del orden del 20 al 30% después del 2º o 3^er^ año de repetición. La observación es realizada, también, para maíces y guisantes forrajeros donde esas mermas de producción no parecen estar tan claras. MEYNARD y BOUHOT (1983) presentaron los resultados experimentales obtenidos en un modelo reducido sobre 30 suelos elegidos de manera dirigida para que representasen a los cultivos de la zona. De tal forma que campos con monocultivo de trigo o trigos después de remolacha azucarera fueron seleccionados. Los test biológicos de fatiga del suelo, puestos a punto para ello, mostraron que el tratamiento de las muestras a 100ºC tuvo una respuesta significativa en 22 casos. Los autores sugieren que las necrosis radiculares observadas podrían ser originadas por el sistema de cultivo mas que por el medio físico (suelo) propiamente dicho.

GINDRAT *et al.* (1983) presentan diferentes desórdenes en las plantaciones de **espárragos** de Suiza. Establecen que para síntomas sobre plantas a los que no pueden imputar una causa microbiológica concreta, la mortalidad al 4º año de plantación puede oscilar entre el 20 y 80%. *Fusarium moniliforme, F. oxysporum, Acremonium* sp. y *Fusarium culmorum* se presentan en más o menos proporción asociados a las necrosis radiculares y desecado de pequeños turiones al brotar de la zarpa. MOREAU (1983) describe un panorama nada halagüeño para los cultivos de espárrago del Valle del Loira que vienen a tener una descripción análoga a la dada para Suiza por GINDRAT *et al.* (1983). BOUHOT (1983b) estudiando 42 suelos cultivados con espárrago, concluye que en el 69% de ellos aparece el fenómeno de fatiga asociado a necrosis radiculares donde *Fusarium oxysporum* es el predominante, concluyendo que existe una relación inversa entre la producción de materia seca por la planta y el índice que mide la intensidad de las necrosis radiculares.

ROUDEILLAC (1983) presentó datos sobre la posible relación entre el debilitamiento de las plantas de **fresón** y la fatiga del suelo muy elocuentes y cuya actualidad es perfectamente asumible. En el cultivo del fresón existen una serie de patógenos bien caracterizados y reconocidos como tales por la generalidad de los fitopatólogos. Sin embargo, existe un síndrome de-

nominado por algunos autores como *causas fisiológicas* cuyo resumen puede ser el siguiente: plantas con poco crecimiento que pueden secarse más o menos rápidamente o permanecer sin apenas crecimiento, en las cuales se aprecia un débil crecimiento radicular. Las raíces con sectores de color marrón claro a negro y un escaso desarrollo de las yemas en el rizoma. Aquí cabría incluir el *black root* o *raíces negras*. A este síndrome se asocia toda una cohorte de hongos: *Pythium, Fusarium, Cylindrocarpon, Rhizoctonia*, etc, pero ninguno parece ser capaz de reproducirlo. Los datos de ROUDEILLAC establecían, con mucha precaución, pérdidas de producción del orden del 30 al 50%. Una encuesta realizada en la campaña 1981/1982, sobre 860 parcelas de dos regiones tradicionalmente productoras (Aquitania y Ródano-Alpes) establecía: que el 18% de los campos tenían más del 25% de plantas con el síndrome del debilitamiento. Este síndrome podría estar relacionado con: textura y estructura del suelo, técnicas culturales, equilibrios físico-químicos y origen de la planta. En cualquier caso hay un dato históricamente revelador y que ROUDEILLAC (1983) lo ofrece como una solución al problema: *ciertos productores han comenzado, empíricamente, a desinfectar el suelo con bromuro de metilo como desinfectante más utilizado, técnica que da en general una respuesta positiva. ...En el extranjero dicha desinfección se practica de manera generalizada en alrededor de 9000 ha. anualmente desinfectadas en California con una mezcla 2/3 bromuro de metilo, y 1/3 de cloropicrina a razón de 50-60g·m^{-2}. En este país no conocen el debilitamiento en la medida que lo que planten esté sano. En California, la investigación varietal no busca crear variedades resistentes a las enfermedades del suelo.* La recomendación está tomada de un trabajo de WILHELM y PAULUS (1980).

BOUHOT y BONNEL (1983) trataron de desentrañar el fenómeno de la fatiga o cansancio de los suelos de fresón, trabajando con un modelo reducido en condiciones de cámara climatizada. Para ello recogieron 27 muestras de diferentes regiones freseras francesas. La ordenación de los resultados no deja de mostrar un interés actual. En un suelo nuevo para el cultivo no encontraron ningún factor limitante: no hay fatiga. En el 33% sólo se expresó un factor limitante. En el 63% varios factores limitantes se manifestaron, fundamentalmente biológicos y nutricionales. Los defectos nutritivos afectaron al 81% y los microbiológicos al 74% de los suelos. El factor biológico limitante se exteriorizó mediante necrosis radiculares a partir de las cuales se aislaron *Fusarium oxysporum, F. solani, Cylindrocarpon, Rhizoctonia solani, Pythium*, etc. y ninguno de estos micetos por sí mismo fue capaz de reproducir el síndrome.

BOUHOT y BONNEL (1983) los califican como "*parásitos de debilidad*". La desinfección del suelo con vapor de agua a 100ºC no permitió la exteriorización de la necrosis radicular y aumentó considerablemente su volumen. Además, el mejor desarrollo de las plantas se obtuvo cuando se asociaron la desinfección del suelo y se añadió regularmente, una solución nutritiva. Parece desprenderse de aquí que la interacción estado sanitario de las raíces y nutrición explicaría el debilitamiento de las plantas o fatiga de los suelos. Un experimento adicional puso de manifiesto que pudiendo las plantas con necrosis radicular proceder de un vivero, si éstas se cultivaban en un suelo no fatigado (desinfectado, por ejemplo) el síndrome de fatiga no sólo no se expresaba sino que desaparece. Ambos autores denominaron a este suceso *reversibilidad del síndrome de fatiga*. Este tema fue abordado por TELLO *et al.* (2006) para los cultivos de fresa de Huelva, donde los resultados bibliográficos sugerían la existencia de un fenómeno de "*fatiga*" del suelo.

También se ha descrito, por BOUHOT y DUMAS (1983) la fatiga en cultivos de **tomate** al aire libre. Ya se ha referido anteriormente el punto de vista sobre este cultivo de MESSIAEN *et al.* (1991). Los dos primeros autores describen que el cansancio de los suelos está relacionado con ausencia de rotaciones, supresión de abonos verdes, mecanización del cultivo, etc. En los campos se encuentra un número reducidos de frutos y éstos son de menor calibre, al tiempo que el sistema radicular está poco desarrollado y presenta diferentes grados de necrosis pudiendo encontrarse casos con raíces leñosas ("*Corky root*") imputable a *Pyrenochaeta lycopersici*. Las cosechas pueden reducirse hasta un tercio de los esperado.

Son BONNEL y BOUHOT (1983) quienes describen para el **apio** el síndrome de cansancio de la siguiente manera: *amarilleamiento, enanismo acompañado de necrosis radiculares de color rojizo (roya de las raíces)*. En Borgoña, atribuyen la causa a bajos niveles de materia orgánica (menor al 1,2%) que debilita la planta y la predispone a las necrosis radiculares asociadas a *Fusarium oxysporum*. El aporte de 2 $Kg \cdot m^{-2}$ de materia orgánica en las camas de los semilleros es suficiente para resolver el problema. Por lo tanto, la relación entre el estado nutritivo de la planta induce el efecto biológico de la fatiga, es decir, las necrosis radiculares. Una fatiga semejante señalan MESSIAEN *et al.* (1991) *para* **coliflor, escarola** y **perejil**, especificando que el problema se resuelve mejor añadiendo 20 $t \cdot ha^{-1}$ de materia orgánica poco descompuesta que desinfectando con bromuro de metilo

Otros casos de fatiga han sido recogidos por MESSIAEN *et al.* (1991):

En los cultivos de **alcachofa** se especula con una *fatiga* donde diversos hongos, bacterias y nematodos, podrían estar implicados.

En los cultivos de **escorzonera** o **salsifí de España** (*Scorzonera hispanica)* se ha descrito un síndrome denominado *corteza de encina* y se especula para explicarlo sobre una posible fatiga de suelos que sustentaría la tendencia a buscar terrenos nuevos para el cultivo.

HOESTRA (1983) describe así el fenómeno de fatiga en los suelos cultivados con **manzanos** en Holanda: *Cuando se cambia el sistema de plantación de manzanos pasando de algunos cientos de árboles adultos a algunos miles de arbolitos, el fenómeno de la fatiga se deja notar*. El manzano crece mal después del manzano. Este fenómeno lleva al autor holandés y a otros a señalar una *especificidad* en la fatiga de los huertos de manzanos, desechando de esta manera la acción de *Pratylenchus penetrans* que puede ser grave sobre plantaciones jóvenes. A escala reducida el autor ha reproducido el fenómeno observado en el campo. Las desinfecciones del suelo con biocidas generales (*cloropicrina, bromuro de metilo, calentamiento hasta más de 60ºC*) son suficientes para hacer desaparecer el efecto fatiga. Sin embargo, la aplicación del, por aquellos años autorizado, dicloropropeno + dicloropropano (DD) tenía un efecto nulo. Desde este punto de vista todo haría pensar en un origen microbiológico de la fatiga. Sin embargo, la adición de materia orgánica y un riego posterior son suficientes para diluir la fatiga. HOESTRA especula con que la humedad puede ser desfavorable para el desarrollo de los microorganismos responsables de la fatiga. Especulación que parece, en principio, contraponerse a la de SWELL (1981) que estable como *Pythium* causa del efecto fatiga en las replantaciones de manzanos.

Un síndrome comparable ha sido recogido por CEBOLLA ROSELL y MAROTO BORREGO (2004). Los problemas en la replantación de **cítricos** en Valencia conocidos desde antiguo, parecen estar relacionados con el nematodo *Tylenchulus semipenetrans*.

Las dificultades para encontrar una explicación única a la fatiga del suelo las pone de manifiesto HOESTRA (1983) en los cultivos de **patata**. La patata decrece fuertemente su producción en los suelos de Holanda y Alemania cuanto más frecuente es el cultivo en el mismo suelo. Así, con 6 años de rotación, la producción es óptima, pero con 3 años, ésta decrece un 15%. Y dicha fatiga ha sido imputada a numerosos parásitos: *Rhizoctonia solani, Verticillium dahliae, Streptomyces scabies* y *Meloidogyne hapla*, sin que haya sido posible una demostración experimental convincente. Una situación interesante se debe a la presencia de *Fusarium tabacinum*. La presencia del hongo se incrementa significativamente con la frecuencia del cultivo de patata sobre el mismo suelo; pese a este hecho las inoculaciones con *F. tabacinum* no han sido capaces de reproducir el síndrome de fatiga, ni tampoco mostró habilidad parasitaria alguna.

La revisión bibliográfica presentada pone en evidencia, como se anunció anteriormente, que el fenómeno de fatiga es complejo y no parece estar originado, al menos de manera general por una causa en exclusiva. Esta conclusión difiere de alguna manera con la de CEBOLLA ROSELL y MAROTO BORREGO (2004) que escriben: *en muchas ocasiones el agente causal acaba siendo un patógeno importante que no habría podido ser identificado en un principio*. Tratan los autores así de sostener el propio título de su artículo y la conclusión que extraen. La bibliografía consultada no es tan lineal. Ciertamente se puede encontrar algún ejemplo que abundaría en la especulación de los mencionados autores. El caso del *Corky root* y engrosamiento del pivote (tallo) de la **lechuga** atribuido durante muchos años a los ácidos etilaminobenzoico y al hidroxicinámico, que se originan durante la descomposición de los restos de cosecha (especialmente los troncos) bajo condiciones de alta humedad y que parecen ser atribuidos en la actualidad a la bacteria *Rhizomonas suberifaciens* (MESSIAEN *et al.*, 1991).

3.3.- Tipos de fatiga del suelo

3.3.1.- Fatiga física debida a una defectuosa estructura del suelo.

Es difícil establecer una relación entre las componentes físicas de los suelos que originan su fertilidad y el fenómeno de la fatiga. El trabajo de STENGEL y MONNIER (1983) así lo pone de manifiesto. Prudencia que les lleva a los autores a decir que la aparición de malos crecimientos o accidentes en la vegetación en ciertos sistemas de cultivos, pueden ser de tres tipos:

1.- Aparición de condiciones climáticas desfavorables durante varios años consecutivos: asfixias temporales ligadas a precipitaciones excesivas en suelos con compactación manifiesta y drenaje deficiente. Este fenómeno puede tener una expresión muy rápida en cultivos hortícolas intensivos de regadío sin necesidad de depender del agua de lluvia. Podría ser el caso estudiado por TELLO *et al.* (1987) en los cultivos de pimiento y habas en Murcia, donde la asfixia podría expresarse por una marcada hiperlenticelosis en los tallos del pimiento y una podredumbre de raíces y cuello en esta solanácea y en las habas, con una relación estrecha con el mal manejo del riego por goteo.

2.- El sistema de cultivos puede incrementar progresivamente la compactación de las capas más o menos profundas del suelo. Este punto evoca las clasificaciones de suelos en función del sistema de cultivo que deben soportar.

3.- Muy posiblemente el estado físico del suelo contribuye a modificaciones microbianas que en la actualidad desconocemos, tanto en su composición como en su comportamiento.

PORTA *et al.* (1999) recogen un ramillete de problemas del suelo que inciden sobre el desarrollo radicular y que podrían asimilarse a fatiga: 1) Suelos con menos de 50 cm de profundidad, 2) cementación por carbonato cálcico, por yeso o por sílice, 3) suelos que cuando están secos resultan impenetrables para las raíces, 4) cambio de estructura muy brusca entre horizontes, 5) estructuras degradadas y consecuente deficiente conductividad hidráulica y 6) agrietamientos profundos con la consiguiente fractura de las raíces (arcillas expandibles)

3.3.2.- Fatiga química debida a la acción de una fitotoxina

Fue *MOLISCH* en 1937 (CHIAPUSIO *et al.*, 2004) quien propuso utilizar el término ***alelopatía*** para denominar la relación interespecífica entre el etileno y la maduración de los frutos de las plantas. RICE en 1984 (CHIAPUSIO *et al.*, 2004) definió *alelopatía* como *un efecto positivo o negativo, directo o indirecto, de un vegetal - incluidos los microorganismos - sobre otro, por acción de los compuestos liberados al medio ambiente*. La definición establece una clara diferencia de estas interacciones con el parasitismo, la simbiosis o la competición, entendida ésta última como la existencia de un recurso limitado para ser utilizado por los competidores o protagonistas.

CHIAPUSIO *et al.* (2004) pone énfasis en que la repetición de un mismo cultivo, es decir su intensificación, puede llevar a una caída de los rendimientos de los cultivos posteriores. Por lo tanto, el enterramiento de los restos de cosecha puede conducirnos a una reducción de los rendimientos o a una fitotoxicidad. Estos fenómenos no los asimilan con el de fatiga del suelo. Una prueba sobre este aserto la presentan SENE *et al,* (2000) al evaluar la pérdida de rendimiento en **cacahuetes** después de un cultivo de sorgo, identificando la causa en la descomposición de los restos de cosecha. Siendo esto cierto, también lo es que los restos de plantas o los cultivos mixtos producen efectos mejorantes en los cultivos. Los efectos negativos de las alelopatías pueden ser tan acusados que se han considerado como un medio para controlar las malas hierbas de los cultivos. Así, es conocido cómo los exudados radiculares de sorgo (*Sorghum bicolor*) contienen *sorgoleona* que inhiben el crecimiento de numerosas adventicias (HOFMAN *et al.*, 1996).

CHIAPUSIO *et al.* (2004) escriben que: *todos los órganos vegetales contiene cantidades variables de sustancias potencialmente alelopáticas que son liberadas de diferentes formas al medio ambiente: volatilización, exudación radicular, lixiviación y descomposición de residuos vegetales.* (Figura 8)

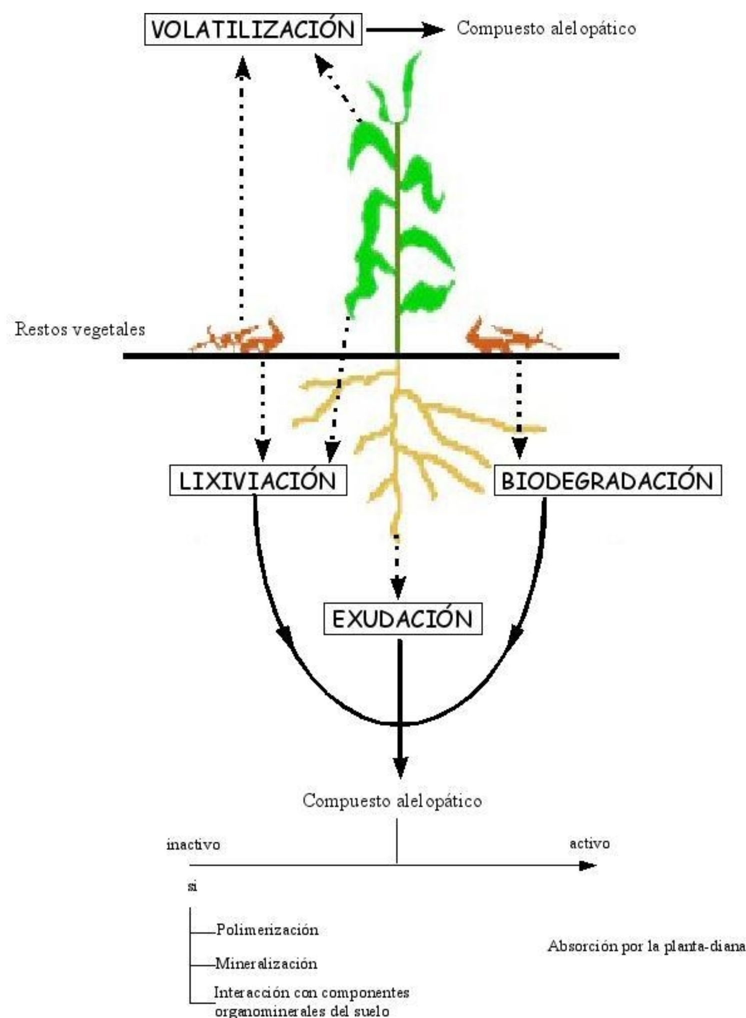


Figura 8: Vías de liberación de las moléculas alelopáticas (Chiapusio et al., 2004)

Se han puesto de manifiesto efectos alelopáticos por volatilización de los terpenos simples en zonas áridas y semiáridas. El caso citado por CHIAPUSIO *et al.* (2004) se refiere a plantas del género *Salvia* (pueden producir alcanfor, cineola, α-pineno, β-pineno y otros) que ejercen un claro papel al reducir el crecimiento de plantas vecinas. Para sustancias análogas KOITABABASHI *et al.* (1997) pusieron en evidencia como la cineola volatilizada podía ser retenida por el suelo inhibiendo la proliferación de las células de la raíz de diferentes especies de *Brassica*. Esto sugiere, como ha sido evidenciado por otros autores, el papel de la lluvia, el rocío o la nieve que pueden trasportar compuesto orgánicos de la superficie de las plantas al suelo.

El suelo es, con todo, el receptor y almacén de la mayoría de las sustancias alelopáticas. Muy especialmente de las que se originan a partir de los restos vegetales y de los exudados de las raíces de las plantas cultivadas y adventicias. Por exudados radiculares deben entenderse todas las sustancias orgánicas, solubles e insolubles, liberadas al suelo por raíces sanas, heridas o enfermas. Estos exudados presentan un interés particular por que se trata de una aportación directa de toxinas a la rizosfera que puede influir sobre la composición de la flora microbiana. En este sentido DE LA CUADRA *et al.* (1992) pusieron en evidencia como los alcaloides del altramuz (*Lupinus spp*) esparteína y gramina no sólo tenían efectos fungicidas

sino que impedían la germinación de semillas de *Avena fatua*, mala hierba abundante en los campos cerealícolas de España.

A las sustancias alelopáticas excretadas por las raíces de las plantas, habría que añadir las emitidas por los microorganismos del suelo, capaces de provocar desde la inhibición de la germinación de las semillas hasta la pérdida notable de vigor y amarilleo de hojas de las plantas. Así, los extractos acuosos de *Alternaria alternata* y *Stemphylium botryosum* produjeron disminución de la germinación de las semillas, enanismo, falta de vigor y amarilleos en perejil *(Petroselinum hortense)* cilantro *(Coriandrum sativum)*, eneldo *(Anethum graveolens)* y menta *(Mentha piperita)*, (MONTOYA *et al.*, 2001). En el mismo sentido, LLANDÓ (1998) recoge como algunos hongos son capaces de segregar fenoles (flavofenoles e isoprenoides) o compuestos nitrogenados (ácido fusárico) que limitan el crecimiento de las plantas. Pero esto no son normas generales para los microorganismos en el suelo y en la rizosfera. Algunas sustancias alelopáticas promueven el crecimiento de las plantas. Tal es el caso de las micorrizas (TELLO *et al.*, 1987). O el de las bacterias de los géneros *Pseudomonas, Azotabacter y Bacillus* que a partir de la adenina producen citoquininas (LLANDÓ 1998; KLOEPPER y SCHORTH, 1978; KLOEPPER *et al*, 1980).

Dado el carácter del suelo como *ente vivo* sus propiedades físicas, químicas y biológicas hacen que no se comporte como un recipiente neutro, antes al contrario trasforma, de modo determinante, la actividad de los compuestos alelopáticos. Los coloides del suelo pueden adsorber la mayoría de estos metabolitos inactivándolos temporalmente de manera reversible o permanentemente. En este último caso la mineralización, la formación de complejos o la degradación por los microorganismos puede eliminar su efecto sobre la planta. En cualquier caso estos procesos son bastante desconocidos dada la complejidad del suelo (CHIAPUSIO *et al*, 2004).

Se han establecido para las sustancias alelopáticas dos tipos de efectos sobre las plantas: primarios y secundarios. Se denominan efectos primarios a la actuación de las alelopatinas sobre las células. Y se denominan secundarios por ser una consecuencia de los primarios y exteriorizarse sobre toda la planta. CHIAPUSIO *et al.* (1997) encontraron una relación de ciertos fenoles con las mitocondrias de la lechuga que se tradujo en un retraso del crecimiento de la planta y en una inhibición de la germinación de las semillas. Sobre los efectos secundarios existen varias pruebas empíricas muy determinantes. Así, un extracto acuoso de raíces de espárrago es capaz de ejercer un efecto herbicida total sobre plántulas de la misma especie obtenidas de semillas (TELLO, datos no publicados). Varios ejemplos de efectos secundarios se resumen en la Tabla 11.

Tabla 11: Algunos ejemplos de efectos secundarios de moléculas alelopáticas (CHIAPUSIO *et al.*, 2004)

Compuestos alelopáticos	Efectos secundario	Planta diana	Referencias
Cumarinas	Inhibición radicular	Rábano *(Raphanus sativus)*	ALLIOTA *et al.* (1993)
Flavonoides	Retraso del crecimiento	Alfalfa *(Medicago sativa)*	CHAVES y ESCUDERO (1997)
Ácido p-hidroxibenzoico	Inhibición radicular	Cebada *(Hordeum sp.)*	CHRISTEN y LOVETT (1993)
Monoterpenos	Inhibición de la germinación	Tomillo *(Thymus vulgaris)*	TARAYRE *et al.* (1995)
Isoflavonas	Inhibición de la germinación	Ajo *(Allium cepa)*	MACIAS *et al.* (1999)

Paradigma extraordinario de sustancias alelopáticas sería el representado por los ácidos hidroxámicos, algunos de ellos conocidos por su poder insecticida en cereales: DIBOA (2,4 -dihidroxi-1,4-benzoxacin-3-ona) y DIMBOA (2,4-dihidroxi-7-metoxi-1,4-benzoxacin-3-ona), presentes en trigo, maíz, sorgo y centeno. Su importante poder alelopático ha hecho que se les proponga para su uso como herbicidas. Así, los residuos de centeno que contenían DIBOA y BOA (la degradación química y microbiana del suelo convierte a DIBOA en BOA que es la 2-benzoxazolinona) redujeron la biomasa de adventicias en un 93 % (BARNES y PUTNAM, 1983; BARNES y PUTNAM, 1987)

3.3.3.- Fatiga biológica debida al "parasitismo de debilidad".

En 1967 MESSIAEN y LAFON reflejaban la existencia de suelos fatigados o *tierras cansadas* en suelos que repetían el cultivo de tomate. A las raíces de las plantas asociaban los mencionados autores hongos como *Rhizoctonia solani, Fusarium solani, Colletotrichum atramentarium* y un *micelio gris estéril* (posiblemente *Pyrenochaeta lycopersici*) y recomendaban el uso de un portainjerto (un híbrido de *Lycopersicum hirsutum x L. sculentum*) que mostraba muy buenos resultados, imputándole el defecto de proporcionar un alto vigor al tomate que le hacía perder precocidad. Veinticuatro años más tarde, MESSIAEN *et al.* (1991) se refieren de nuevo a la fatiga de los cultivos de tomate y dan una mayor precisión sobre su posible corrección en el campo: desinfección del suelo y subsolado son los procedimientos que recomiendan. Este breve relato tiene un doble interés. Por un lado, constatar que el fenómeno de las tierras cansadas es un problema de etiología compleja y difícil; por otro, poner en evidencia que la *fatiga* no es una moda, aunque haya muy poca investigación dedicada a interpretarla.

LOUVET escribía en 1979: *La fatiga del suelo es una expresión vaga que recoge nuestra ignorancia sobre sus causas, ignorancia que se traduce en la práctica por la dificultad de proponer remedios eficaces en estos casos embarazosos.*

Este planteamiento pone en evidencia que el diagnóstico de un *decaimiento* de la plantación ligado a necrosis o mal desarrollo de las raíces, es una de las tareas más difíciles en la Patología Vegetal. Cuando la causa es parasitaria y su efecto puede evaluarse mediante los postulados de KOCH, no hay mayor dificultad en la interpretación. Sin embargo, cuando intervienen uno o varios *parásitos de debilidad*, una causa química (fitotoxina o carencia de un elemento mineral) y/o una causa física (defectuosa estructura del suelo), es muy difícil establecer la etiología.

Para empezar – dado que sobre los otros componentes de la situación ya se ha especulado – la denominación *parásito de debilidad* necesita de ciertas precisiones.

Escribía WALKER (1975) que entre los microorganismos existen diferentes *niveles de parasitismo*. Pese a existir diferencias sustanciales en el resultado final entre la simbiosis y el parasitismo, ambos fenómenos biológicos tienen un fundamento común en su origen. La simbiosis entre las leguminosas y las bacterias del género *Rhizobium* son un ejemplo que permite a las plantas una mayor eficiencia en la utilización del nitrógeno. Sin embargo, no todas las estirpes de estas bacterias radicícolas adaptadas a una especie de leguminosas son igual de eficientes en lo que concierne a la asimilación del nitrógeno. De hecho, continúa WALKER, algunas apenas son capaces de asimilarlo. Pues bien, cuando una de estas estirpes infecta a una leguminosa – hay una verdadera infección como en el parasitismo – no se ex-

presan los beneficios normales de la asociación, lo que se manifiesta son síntomas de enfermedad. Algo análogo refirieron para las endomicorrizas vesículo arbusculares (VA) de las orquídeas y el género fúngico *Rhizoctonia*, TELLO *et al.* (1997). Todavía más misterioso, hoy por hoy, resulta el comportamiento de muchos hongos endofitos que se manifiestan como patógenos sólo al final del ciclo de la planta, durante la producción de frutos y semillas. Entre los más conocidos en agricultura se pueden citar los carbones desnudos y vestidos de los cereales (*Tilletia* y *Ustilago*)

Entre los parásitos obligados (verdaderos biotrofos muchos de ellos) y los saprofitos estrictos (necrotrofos) hay toda una gradación del parasitismo y la patogeneicidad que pueden originar. En algunos casos sorprendentes, como el referido por TELLO *et al.* (1985a) para *Fusarium solani* en las judías, donde además de las podredumbres radiculares que le son propias, incrementaba el crecimiento y el peso de las plantas con respecto a las testigo, cuando lo esperado era justamente lo contrario. Para describir algo análogo en fresón y *Cylindrocarpon*, TELLO *et al.* (1997) tomaron el término de *parasitismo dulce*. *Parásitos facultativos* y *Saprofitos facultativos* no son mas que partes no estancas de un todo. El todo es que ambos pueden ser patógenos o no según las circunstancias.

Esta breve descripción no es mas que una forma de entender el parasitismo ya puesta en evidencia por TELLO (1984). Necesaria de todo punto para poder delimitar lo que se quiere calificar con *parasitismo de debilidad*, que MESSIAEN *et al.* (1991) asocian en el caso de la fatiga del suelo con otra u otras causas.

La *roya de las raíces* del apio ya fue referida anteriormente. Para BONNEL y BOUHOT (1983) el síntoma se asoció a *Fusarium oxysporum* y conforma la fatiga del suelo descrita para este cultivo. MESSIAEN *et al* (1991) sugieren crear una nueva forma especializada a la que denominarían *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-apii*. Análoga propuesta realizan para el espárrago, sugiriendo que debería crearse una nueva especialización *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-asparagi*. Propuesta ya escrita por TELLO *et al.* (1985b) para los esparragales españoles. Y estos ejemplos parecen idóneos para interpretar ese *parasitismo de debilidad*. Si en apio *Fusarium oxysporum* actuase como un *parásito de debilidad* no tendría objeto proponerlo como un incitante o causante de una enfermedad parasitaria, *la roya de las raíces*, considerándolo entonces, al uso de la moda actual, una enfermedad emergente.

Es conveniente, por tanto, hacer una breve revisión sobre la patogénesis de *Fusarium oxysporum*. En principio es una concreta especie fúngica bien delimitada por su morfología. Por su capacidad parasitaria conforma una compleja diversidad a la que no es ajena su capacidad saprofitaria (TELLO y LACASA, 1990). Durante años se le conoció una especificidad parasitaria muy estrecha y una concreta forma de parasitar. Al estilo de los parásitos obligados de las hojas de los cereales: *Puccinia tritici* y otros. Casi dos centenares de formas especializadas (f. sp.) han sido descritas, cada una capaz de enfermar a una sola especie vegetal o a un número reducido de la misma familia botánica. Dicha especificidad parasitaria comportaba un tipo de enfermedad: las fusariosis vasculares. El hongo penetra por las raíces e invade el xilema del hospedador, origina marchiteces o amarilleos de las hojas pudiendo acabar con la vida de la planta. Tal es el caso del tomate con *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* o del apio con *Fusarium oxysporum* f. sp. *apii*. Cuando finalizaba la década de los setenta del siglo pasado, se describió una nueva habilidad parasitaria del hongo que se acompañaba de la misma especificidad parasitaria, era, por tanto, una forma especializada (f. sp.), pero en este caso no

colonizaba el xilema, pudría el sistema radicular y el cuello de la planta, dando lugar a un considerable retraso en el crecimiento, mermas en la producción y muerte de las plantas: había modificado su *habilidad parasitaria*. La denominación aceptada fue la de *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici,* descrita por primera vez en cultivos de tomate sobre sacos de turba, fuera del suelo. Es decir, habiendo modificado considerablemente el sistema de cultivo. Lo sorprendente fue encontrar la micosis, en muy breve tiempo, en varios y alejados países con sistemas de cultivo parecidos. Habían transcurrido diez años cuando vuelve a describirse en Creta una nueva forma que pudre las raíces: *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-cucumerinum,* encontrada en España por MORENO *et al.* (2001) en cultivos de pepino practicados sobre sacos de perlita fuera del suelo.

Esta breve observación sobre la especificidad y habilidad parasitaria de *F. oxysporum* permite especular con que es posible que su actuación como *parásito de debilidad* en el fenómeno de la fatiga del suelo en apio, espárrago o coliflor, sean expresiones limitadas de un parasitismo que se exterioriza con identidad propia cuando modificamos el sistema de cultivo intensificándolo, cultivando fuera del suelo, por ejemplo.

Por lo tanto, el *parasitismo de debilidad* podría interpretarse como la acción patogénica de un microorganismo sobre una planta que estaría expresando su parasitismo bajo unas condiciones ambientales concretas y en un estado deficiente del hospedador. En el caso de la fatiga del suelo ese ambiente sería el suelo, considerado como un *ente vivo,* donde situaciones concretas de las componentes físicas, químicas y biológicas provocarían la magnificación del fenómeno. De ahí, que el efecto de desinfección del suelo tenga una respuesta positiva para disminuir el fenómeno de la fatiga, pero enmascare otras causas no imputables a los microorganismo que pueden llevar a una degradación más o menos reversible del sistema.

Acea M.J., Moore C.R., Alexander M. 1988. Survival and growth of bacteria introduced into soil. *Soil Biol. Biochem.* **20** (4), *509-515*

Alabouvette C. 1983. La receptivitè des sols aux Fusarioses vasculaires. Rôle de la competition nutritive antre microorganismes. Thèse docteur-èssciences Naturelles. Université de Nancy I. France

Aliotta G., Cafiero G., Fiorentino A., Strum S. 1993. Inhibition of radish germination ando root growth by coumarin and phenylpropanoids. *J. Chem. Ecol.,* **19**, *175-183.*

Arias M., Fresno J., Bello A. 1983. Grapevine fanleaf virus in Canary Island as model for mediterranean region. Proceeding 11th meeting of the ICVG. Montreux. Suiza. 108-109 pp.

Arias M., Fresno J., López A., Escuer M., Arucos ., Bello A. 1997. Nematodos, virosis y manejo del viñedo en Castilla-La Mancha. Ed: CSIC-Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, 105 pp.

Bakers K.F. y Cook R.J. 1974. Biological control of plant pathogens. Ed: Freeman. San Francisco. USA.

Barnes G. 1971. Inhibition of *Erysiphe polygoni* on clever leaf surfaces by saprophyte spores. **In**: Ecology of Leaf Surface Microorganisms. T.F. PREECE and C.H. DICKINSON. Ed: Academic Press. London

Barnes J.P., Putnam A.R. 1983. Rye residues contribute to weed suppression in no-tillaje cropping systems. *J. Chem. Ecol.,* **9**, *1045-1057.*

Barnes J.P., Putnam A.R. 1987. Role of benzoxazinones in allelopathy by rye (*Secale cereale* L.). *J. Chem. Ecol.,* **13**, *889-906.*

Blakeman J.P. y Frases A.K. 1971. Inhibition of *Botrytis cinerea* spores by bacteria on the surface of chrysanthemun leaves. *Physiol. Pl. Path.* **1**, *45-54.*

Barea J.M. y Azcón-Aguilar C. 1982. Production of plant growth regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae. Appli. Environ. Microbiol.,* **43**, *810-813.*

Bodet J.M. 1983. Fatigue des sols et cultures céréalières et fourragéres. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 37-43.

Bonnel L., Bouhot D. 1983. Quelques cas de fatigue des sols en culture de céleri. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 83-84.

Bouhot D. 1983a. La fatigue des sols. Position du probléme et principe du diagnostic. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 9-21.

Bouhot D. 1983b. Étude de la fatigue des sols dans les aspergeraies et les pépinières d'asperge. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 61-64.

Bouhot D., Bonnel L. 1983. État actuel des trabaux sur la fatigue des sols en culture de fraisier. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 71-75.

Bouhot D., Dumas Y. 1983. Fatigue des sols en culture de tomates de plein champ. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 77-81.

Burges A. 1960. Introducción a la microbiología del suelo. Editorial Acribia. Zaragoza. España. 199 pp.

Cebolla Rosell V., Maroto Borrego J.V. 2004. La desinfección como medio de control de la fatiga del suelo. *Comunitat Valenciana Agraria. Revista d'Informació Técnica,* **26**, 21-26.

Chaves N., Escudero J.C. 1997. Allelopathic effect of *Cistus ladanifer* on seed germination. *Funct. Ecol.,* **11**, 432-440

Chiapusio G., Sánchez A.M., Reigosa M.J., González L., Pellissier F. 1997. Do germination indices adequately reflect allelochemical effects on the germination process? *J. Chem. Ecol.,* **23**, 2445-2453.

Chiapusio G., Gallet C., Dobremez J.F., Pellissier F. 2004. Compuestos alelopáticos: ¿Herbicidas del futuro? **In:** Biopesticidas de origen vegetal. Ed: Mundi-Prensa. Madrid, 153-171.

Christen O., Lovett I.V. 1993. Effects of a short term p-hydroxybenzoic acid application on grain yield and yield components in different tiller categories of spring barley. *Plant Soit,* **151**, 279-286.

Cook R.J. y Baker K.F. 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. *Ann. Phytopathol. Soc.* St. Paul, USA.

Couteaudier Y. 1989. Interactions microbiennes dans le sol et la rhizosphère: analyse du dèterminisme de la competition entre populations de *Fusarium*. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard-Lyon I. France.

Crozat Y., Cleyet-Marel J.C., Corman A. 1987. Use of the fluorescent antibody technique to characterize equilibrium survival concentrations of *Bradyrhizobium japonicum* strain in soil. *Biol. Fertil. Soil.* **4** 85-90.

Cuadra C. de la., Tello J.C., Muzquiz M., Calvo R. 1992. Antifungal effect of quinolizidine alkaloides from *Lupinus spp.* **In:** *Proc. 1 Conferènce Europèene sur les protgineux, Angers (France),* 341-342.

Davis R.M., Menge J.A. 1980. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Phytophthora* root rot of citrus. *Phytopathology.* **70**. 447-452.

Diánez Martínez F.J. 2005. Evaluación de la capacidad supresiva de la microbiota bacteriana y fúngica del compost de orujo de vid frente a hongos fitopatógenos. Tesis doctoral. Universidad de Almería. 276 pp.

Dommergues Y., Mangenot F. 1970. Écologie microbienne du sol. Massen et C[1e] Editeurs. París, 796 pp.

Fravel D., Olivain C., Alabouvette C. 2003. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol. *New phytol*, **157**, 271-279.

Funck-Jensen D., Hockenhull. 1984. Root exudation, rizosphère microorganisms and disease control. *Växtskyddsnotiser*, **48**, 49-54

Garret S.D. 1956. Biology of root-infesting fungi. Ed: Cambridge Univesity Press. Great Britain

Garret S.D. 1970. Pathogenic Root-Infecting Fungi. Ed: Cambridge University Press.

Gerik J.S., Huisman O.C. 1984. Model of colonization of roots by *Verticillium* and *Fusarium*. **In**: Ecology and Management of Soil Borne Plant Pathogens. C.A. PARKER, K.J. MOORE, P.T.W. WONG, A.D. ROVIRA, J.I. KOLL MORGEN. *Ann. Phytopathol. Soc.* 80-83. St. Paul. USA.

Gindrat D., Varady C., Neury G. 1983. Le dépérissement de l'asperge en Suisse romande. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA París. 51-55.

Guerrero M.M., Lacasa A., Ros C., Martínez M.A., López J.A., Guirao P., Bello A., Torres J., Martínez M.C., González A. 2004 La reiteración de la biofumigación con solarización en la desinfección de suelos de invernaderos de pimiento. *In: Desinfección de suelos en invernaderos de pimientos.* Ed: Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, 239-258 pp

Hoestra H. 1983. La fatigue des sols en Hollande. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA París. 85-90.

Hoffman M.L., Buxton I.W., Weston L.A. 1996. Using subirrigation to maintime soils moisture content in greenhouse experiments. *Weed. Sci.* **44**, 397-401.

Huisman O.C. 1982. Interrelations of root growth dynamics to epidemiology of root invading fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.* **20**, 303-327.

Katznelson A., Rouatt B.N., Peterson F.A. 1962. The rhizosphere effect of mycorrhizal roots of yellows birch seedling. *Can. J. Bot.* **40**, 377-382.

Kloepper J.W., Schroth M. 1978. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. *In: Proc. Fourth International Conference on Plant Pathogenic Bacteria. Angers (France), 879-882*

Kloepper J.W., Schroth M., Miller T. 1980. Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology*, **70**, 1078-1082.

Koitababashi R., Suzuki T., Kawazu T., Sakai A., Kuroiwa H., Kuroiwa T. 1998. 1,8-cineole inhibits root growth and DNA synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* L. *J. Plant. Res.*, **110**, 1-6.

Lacasa A., Guerrero M.M., Ros C., Guirao P., Torres J., Bielza P., De Paco T., Contreras J., Molina R., Torné M. 2002. Desinfección del suelo de invernadero de pimiento con dicloropropeno + cloropicrina (Telopic EC). Dosis de aplicación y efecto del plástico de sellado. *Agrícola Vergel*, **245**, 256-266.

Lemanceau Ph. 1988. Receptivité des sols aux Fusarioses vasculaires: ètude critique des théories proposées. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard-Lyon I. France.

Llandó E., 1998. Relaciones quimicas: Una revisión a las alelosustancias vegetales. Ed: Oikos-Tau, Barcelona

Lockwood J.L. 1964. Soil fungistasis. *Ann. Rev. Phytopathol*, **2**, 341-362.

Lockwood J.L. 1977. Fungistasis in soil. *Biol. Rev.*, **52**, 1-43.

Lockwood J.L. 1979. Soil mycostasis: concluding remarks. **In**: Soil-Born Plant Pathogens. Eds. SHIPPERS B. y W GAMS. Ed: Academic Press.

Lockwood J.L. 1981. Exploitation competition, 319-349. **In**: The fungal community: its organization and role in the Ecosystem. WICKLOW D.T. y G.C. CARROL. Ed: Dekker, New York.

Lockwood 1988. Evolution of concepts asociated with soilborne plant pathogens. *Ann. Rev. Phytopathol*, **26**, 93-121.

Louvet J. 1979. Maladies et fatigues de sol en cultures legumières. *In*: Les maladies des plantes. III[és] Journées Françaises d'études et d'informations. Ed: ACTA. Paris, 67-73.

Macias F.A., Simonet A.M., Galindo J.C.G., Castellano D. 1999. Bioactive phenolis and polar compounds from *Melilotus messanensis Phytochem.*, **50**, 35-46

Martínez Francés M.A. 2008. La microbiota fúngica de los suelos de los invernaderos de pimiento. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Cartagena. 260 pp.

Matta A. 1989. Induced resistance to fusarium wilt diseases, 197-214. **In**: Tjamos E.C., Beckman C.H. Vascular wilt diseases of plant. Basic studies and control. Springer Verlag, NATO ASI Series, Berlin.

Messiaen C.M., Lafon R. 1967. Enfermedades de las hortalizas. Ed: Oikos-tau S.A. Barcelona

Messiaen C.M., Blancard D., Rousell F., Lafon R. 1991. Les maladies des plantes maraîchères. Ed: INRA. Paris.

Meynard J.M., Bouhot D. 1983. Confrontation des résultats du diagnostic auchamp et du test biologique de fatigue des sols. Cas du blé. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 45-49.

Montoya J.R., Gómez Vázquez J.M., Blanco Prieto R., Tello J. 2001. Estado sanitario de las semillas de plantas aromáticas cultivadas en Almería. *Bol. San. Veg. Plagas,* **27**, 345-354.

Moreau B,. 1983. La fatigue des sols dans les aspergeraies en France. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 57-60.

Moreno A., Alférez A., Avilés M., Diánez F., Blanco R., Santos M., Tello JC. 2001. First Report of *Fusarium oxysporum* fsp. *radicis-cucumerinum* on cucumber in Spain. *Pant Disease,* **85**,1206.

Perrin R. 1991. Mycorrhizes et protection phytosanitaire. 93-130. **In**: D.G. STRULLU. Les mycorrhizes des arbres et plantes cultivées. Ed. Lavoisier. Paris.

Pochon J., de Barjac H. 1958. Traité de Microbiologie des sols. Applications Agronomiques. Ed: Dunod. Paris. 685 pp.

Porta J., López-Acevedo M., Roquero C. 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Ed: Mundi-Prensa. Madrid. 894 pp.

Ratnayake M., Leonard R.T., Menge J.A. 1978. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. *New Phytol.,* **81**, 543-552.

Richard-Molard M,. 1983. La fatigue des terres à betteraves. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 23-28.

Rodríguez-Jurado D., Bejarano-Alcázar J. 2007. Dispersión de *Verticillium dahliae* en el agua utilizada para el riego de olivares en Andalucía. *Bol. San. Veg. Plagas,* **33**, 547-562.

Rodríguez-Kábana R., Calvet C. 1994. Capacidad del suelo para controlar enfermedades de origen edáfico. *Fitopatol bras.,* **92** (2), 129-138.

Rodríguez Molina M.C. 1996. Ensayo de caracterización de suelos agrícolas y forestales de Extremadura, tomando como indicadores a *Fusarium* Link y *Pythium* Pringsheim: la representatividad del muestreo. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. 209 pp.

Roudeillac P,. 1983. Les dépérissements du fraisier et la fatigue de sol. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 65-70.

Rouxel F. 1978. Étude de la résistance microbiologique des sols aux Fusarioses vasculaires. Application aux sols de la Basse Vallée de la Durance. Thèse docteur-es-Sciences Naturelles. Université de Dijon. France.

Scher F.M. 1986. Biological control of *Fusarium* wilts by *Pseudomonas putida* and its enhancement by EDDHA. 109-117. **In**: Iron, siderophores, and Plant Disease. T.R. SWINBURNE. Ed: NATO ASI SERIESA, vol **117**, 351 pp.

Scher F.M., Baker R. 1980. Mechanisms of biological control in a *Fusarium*-supressive soil. *Phytopathology,* **70**, 412-417.

Scher F.M., Baker R. 1982. Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens. *Phytopathology,* **72**, 1567-1573.

Scher F.M., Dupler M., Baker R. 1984. Effect of synthetic iron chelates on populations densities of *Fusarium oxysporum* and the biological control agent *Pseudomonas putida* in soil. *Can. J. Microbiol,* **30**, 1271-1275.

Scotto La Massesse C. 1983. Mesures susceptibles d'apprécier et de limiter les effets de la fatigue des sols dans le cas de reconstitution des vergers. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 99-111.

Sebillotte M. 1983. Potentialité du milieu et fatigue des sols. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 115-122.

Sewell G.W.F. 1981. Effects of *Pythium* species on the growth of apple and their causal role in apple replant disease. *Ann. Appl. Biol.,* **97**, 31-42.

Steinberg C. 1987. Dinamique d'une population bacterienne introduite dans le sol: regulation par les protozoaires et modèlisation mathématique de la relation de predation *Bradyrhizobium japonicum* amibes indigènes. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard, Lion I. France.

Stengel P., Monnier G. 1983. Critères d'évaluation des composantes physiques de la fertilité des sols; leur adaptation au diagnostic des cas de fatigue des sols. *In: La fatigue des sols. Diagnostic de la fertilité dans le systèmes culturaux.* Ed: INRA Paris. 121-130.

Tarayre M., Thompson J.D., Escarré J. 1995. Intraspecific variation in the inhibitory effects of *Thymus vulgaris* (Labiatae) monoterpenes on seed germination. *Oecol.,* **101**, 110-118

Tello J.C. 1984. Enfermedades criptogámicas en hortalizas. *Comunicaciones INIA. Serie Protección Vegetal, nº***22**,342 pp.

Tello J.C. 1984. Un aspecto de la lucha biológica: los suelos resistentes a las micosis vasculares de las plantas. *ITEA,* **55**, 11-21.

Tello J.C., Lacasa A., Molina R. 1985a. Una nota fitopatológica sobre el "Complejo parasitario" del pie de la judía (*Phaseolus vulgaris* L.) *ITEA,* **61**,57.69

Tello J.C., González M.L., Lacasa A. 1985b. The "Fusariosis" (Diseases produced by *Fusarium* spp) of asparagus in Spain. *Proc. Sixth Int. Asparagus Symposium. Eucarpia. Vegetable Section, 126-135 pp*

Tello J.C, Lacasa A., Varés F., Mijares A. 1987. Alteraciones radiculares en pimientos y habas de origen no parasitario.*Cuadernos de Fitopatología,* **10**, 38-41.

Tello J.C., Lacasa A. 1990 *Fusarium oxysporum* en los cultivos intensivos del litoral mediterráneo de España. Fases parasitaria (Fusariosis vascular del tomate y del clavel) y no parasitaria. *Bol. San. Veg.,* **19** (fuera de serie), 190pp

Tello J.C., Varés F., Notario A., Lacasa A. 1997. Las micorrizas: un potencial a explotar en la lucha contra las enfermedades de las plantas. *ITEA,* **73**, *40-64*.

Tello J., Lacasa A. 2004. Las enfermedades de origen edáfico y su control en los pimentonales del Campo de Cartagena. Una interpretación retrospectiva del sexenio 1979-1985. **In:** *Desinfección de suelos en invernaderos de pimientos.* Ed.: Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, 11-26 pp

Tello J.C., de Cara M., Palmero D., García A., Santos M. 2006. La desinfección del suelo en cultivos protegidos. In: Control de patógenos telúricos en cultivos hortícolas intensivos. Coord. F. Camacho Ferre y J.C. Tello Marquina. Ediciones Agrotécnicas. Madrid 11-63pp.

Van Der Plank J.E. 1968. Disease resistance in plants. Ed: Academic Press Inc., New York and London

Walker J.CH. 1975. Patología Vegetal. Ed.: Omega. Barcelona.

Wilhelm S., Paulus A.O. 1980. How soils fumigation benefits the California strawberry industry. *Plant Disease,* **64**, 265-270.